



D6

Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Meeresalgen,
insbesondere Bangia pumila

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität
zu Kiel

Vorgelegt
von
Rosemarie Henkel

K i e l
1 9 5 1

1. Berichterstatter: Prof.C.Hoffmann
 2. Berichterstatter: Prof. G.Tischler
- Tag der mündlichen Prüfung: 21.7.1951

Zum Druck genehmigt !

Ziel, den 21.7.51

(Dekan)

gg. Wint

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung	1
II. Methodik und Material	2
III. Das natürliche Seewasser als Kulturmedium	8
1. Die natürliche Fruchtbarkeit	8
2. Die Bedeutung des Salzgehaltes	12
IV. Stickstoff und Phosphor als Nährstoffe	19
1. Stickstoff	19
2. Phosphor	31
V. Die Bedeutung der Spurenelemente	34
A. Die Stammlösung des künstlichen Seewassers	35
B. Einfluß von Bor, Mangan und Eisen	38
1. Bor	38
2. Mangan	44
3. Eisen	50
C. Die übrigen Spurenelemente	54
VI. Die Bedeutung der organischen Stoffe	62
1. Algenextrakte, Abscheidungen von Pflanzen und Tieren	63
2. Glukose, Mannit	66
3. Aminosäuren	69
4. Wirkstoffe	74
5. Die kombinierte Wirkung einiger organischer Stoffe	81
VII. Schlußbetrachtung	83
 Zusammenfassung	 93
Literaturverzeichnis	

I. Einleitung

Der Ernährungsphysiologie der höheren Meeresalgen sind bisher nur wenige experimentelle Untersuchungen gewidmet worden (vergl. OLTMANS, 1912, Bd. III). Das ist um so erstaunlicher als gerade für die Süßwasseralgen in dieser Hinsicht eine große Anzahl umfangreicher Studien vorliegt (vergl. OLTMANS 1923, Bd. III; ALGEUS, 1946; ÖSTERLIND, 1947; RÖDHE, 1948). Die Ursache dafür liegt nicht etwas darin, daß es schwieriger ist, Meeresalgen in Reinkultur zu ziehen, sondern wahrscheinlich in der Tatsache, daß das Meerwasser infolge des Vorhandenseins der verschiedenen gelösten Salze eine viel unübersichtlichere Kulturlösung darstellt als das Süßwasser, welches leicht durch künstliche, in ihrer Zusammensetzung klar übersehbare Nährmedien ersetzt werden kann.

Bis vor wenigen Jahren waren es in erster Linie marine Diatomeen und einzellige grüne Algen, die es in Reinkulturen zu ziehen gelang und deren Nährstoffansprüche auf experimentellen Wege geklärt werden konnten (vergl. z.B. RICHTER, 1909; ALLEN, 1914; SCHREIBER, 1927; HARVEY, 1933, 1937 a, 1938, 1940, 1944; GROSS, 1937; LEVING, 1945 b und a.) Die Benthosalgen sind erst in letzter Zeit von H. KYLIN und seiner Schule hinsichtlich ihres Bedarfes an Nährstoffen untersucht worden (vergl. DE VALERA, 1940; H. KYLIN, 1941, 1942, 1943, 1945, 1946, ; Andersson, 1942, 1943; A. KYLIN, 1943, 1945, 1946; SUMERSON, 1942, 1943, 1945; LEVING, 1945 a). Diese Studien beziehen sich fast ausnahmslos auf die Grünalgen *Ulva lactuca*, *Enteromorpha intestinalis* und *Enteromorpha linza*. Zwar sind früher wiederholt marine Benthosalgen zu den verschiedensten entwicklungsphysiologischen Studien herangezogen worden (z.B. DAMMANN, 1930; KOCH, 1949), doch verwendetet man dabei meist nur die sogenannte Schreiber-Lösung, d.h. ein natürliches Seewasser, dem Nitrat und Phosphat in den von SCHREIBER angegebenen Konzentrationen zugesetzt wurden, oder noch häufiger die sogenannte Erdschreiber-Lösung, die neben Stickstoff- und Phosphorzusatz noch eine Zugabe von Erdschreiber erhielt. Damit war zwar für die Algenentwicklung ein vorzügliches Nährmedium gefunden, doch war die Übersicht über die

wesentlichen Nährstoffkomponenten dadurch vollkommen ausgegeben. Es scheint daher lohnend, unter Verwendung künstlicher, in ihrer Zusammensetzung genau kontrollierbarer Nährlösungen den Nährstoffanspruch mariner Benthosalgen unter besonderer Berücksichtigung von roten und braunen Formen zu untersuchen.

II. Methodik und Material

1. Glasgeräte, Reinigung, Chemikalien

Für alle speziellen ernährungsphysiologischen Untersuchungen wurden Petrischalen aus Jenaer- bzw. Spezialglas (Durchmesser 3-4 cm) benutzt, während Klon- und Vorratskulturen sowie Serien, in denen nicht die Wirkung bestimmter Ionen geprüft werden sollte, in Petrischalen aus gewöhnlichem Glas angesetzt wurden. Handelte es sich um sehr ausgedehnte Versuche, kamen sowohl Deckel als auch Unterschale als Kulturgefäße zur Verwendung. Diese wurden dann mit einfachen Glascheiben abgedeckt. Es wurde festgestellt, daß hierdurch ein ebenso wirksamer Verschluss wie bei Benutzung der vollständigen Petrischale erzielt wurde, da in beiden Fällen die gleiche, nur sehr minimale Verdunstung eintrat, deren möglicher Einfluss auf die Versuchspflanzen noch durch regelmäßige Erneuerung der Kulturlösung ausgeschaltet wurde.

Sämtliche Glasgeräte wurden zur Reinigung mit heißer, starker Sodalösung gewaschen, dann mit heißer schwach salzsaurer Lösung behandelt und anschließend in gewöhnlichen und dann ⁱⁿ glasdestilliertem Wasser reichlich gespült. Es wurde also vermieden, die benutzten Gläser mit Chromschwefelsäure oder alkalischer Permanganatlösung in Berührung zu bringen, um Adsorptionen von Schwermetallen an das Glas möglichst zu vermeiden.

Sämtliche Glasgeräte wurden vor Gebrauch eine Stunde lang bei 150°C sterilisiert, während die Seewasserlösungen an drei aufeinanderfolgenden Tagen keimfrei gemacht wurden durch jeweiliges Erhitzen auf 70° während einer Stunde.

Die verwendeten anorganischen Salze wurden MERCK-Original

packungen pro analysi entnommen. Die organischen Stoffe standen in folgenden Präparaten zur Verfügung: Ascorbinsäure (rein Merck); Asparaginsäure (für wissenschaftliche Zwecke, Merck) Cystin (Merck); Hetercauxin (Merck); α -Alanin (reinst, Schering) Aneurin (Merck); Glukose und Mannit (reinst).

Die Lösungen aller zugesetzten Stoffe wurden (gewichtsprozentig) mit quartzdestilliertem Wasser hergestellt.

2. p_H-Messung

Die Messung der Wasserstoffionenkonzentration erfolgte mit PALITSCH-Indikatorröhren (Indikator: Kresolrot), die potentiometrisch mit einer Glaselektrode überprüft wurden.

3. Licht und Temperatur

Die Kulturschalen wurden auf Glasplatten aufgestellt, die in vier übereinanderliegenden Stockwerken an einem Nordfenster so angebracht waren, daß eine gegenseitige Beschattung nicht eintreten konnte. Die zu vergleichenden Lösungen wurden nebeneinander, drei Parallelkulturen derselben hintereinander auf den Glasplatten angeordnet. In diesen senkrecht zum Fenster stehenden Reihen ließ sich ein leichtes Helligkeitsgefälle von vorn nach hinten nicht vermeiden, dessen Einfluß dadurch ausgeschaltet wurde, daß die Kultursergebnisse als Mittel aus den Zellzählungen der drei Parallelkulturen gewertet wurden.

Um die jahreszeitlichen Schwankungen der Lichtintensität und der Tageslänge auszugleichen, erhielten die Kulturen in den Monaten der kürzeren Tagesdauer Zusatzbeleuchtung durch Leuchtstoffröhren (HN G 200 / 25 und 40 W, warmweiß). Die tägliche Beleuchtung wurde auf diese Weise auf durchschnittlich 17-18 Stunden während des ganzen Jahres gebracht worden.

Die Temperatur des Kulturraumes, die durch einen Thermographen registriert wurde, beträgt während der Sommermonate 16-19°C, in den Wintermonaten 11-16°C. Die Durchschnittswerte werden jeweils an gegebener Stelle angeführt werden.

Die Durchsicht der Kulturen erfolgte stets im Kulturraum.

Zwar bewirkten die jahreszeitlichen Schwankungen in der Lichtintensität und der Temperatur in einzelnen Serien abweichende Wachstumsleistungen, wie dies aus einem Vergleich der absoluten Zellzahlen der Kontrollkulturen zu ersehen ist, doch erschien es unnötig, eine Gleichheit der Außenbedingungen während der einzelnen Monate innezuhalten, da es nicht auf die Ermittlung absoluten Wachstums, sondern nur auf das jeweilige Verhältnis zu den stets beigefügten Kontrollkulturen ankam.

4. Versuchsmaterial

Zu den Untersuchungen wurden folgende Algen benutzt:

Chlorophyceen:	<i>Ulothrix implexa</i>
	<i>Urospora penicilliiformis</i>
	<i>Enteromorpha intestinalis</i>
Phaeophyceen:	<i>Scytosiphon lomentarius</i>
	<i>Phyllitis fascia</i>
Bangiaceen:	<i>Bangia pumila</i>
	<i>Bangia fuscopurpurea</i>
	<i>Porphyra leucosticta</i>

5. Herstellung der Kulturen

Das Algenmaterial konnte täglich frisch am Westufer der Kieler Innenförde eingeholt werden. Da die Erfahrung gemacht wurde, daß die Pflanzen dann besonders gut sporulieren, wenn sie einige Zeit nicht überspült waren, wurden besonders aus der trockengefallenen Zone geeignete Exemplare gesammelt. War dies aber infolge ungünstiger Windlage nicht möglich, so wurden die frischen Thalli während einer Nacht unter einer Glasglocke trocken liegen gelassen und dann erst nach mehrfachem Waschen in sterilem Seewasser zum Sporulieren ausgelegt.

Bei allen untersuchten Algen wurde von ungeschlechtlicher Fortpflanzungszellen ausgegangen. Zur Gewinnung derselben kamen bei *Bangia*, *Ulothrix* und *Urospora* die Fäden einzeln in

eine Petrischale, deren Boden mit sterilen Deckgläschen bedeckt war, auf denen sich die austretenden Sporen festsetzten. Die größeren Thalli der Braunalgen und von Porphyra und Enteromorpha wurden dagegen auf einem Gitter, das aus dünnen Glasbrücken in einer hohen Petrischale zusammengestellt wurde, ausgebreitet, so daß die Sporen erst eine bestimmte, möglichst große Wassersäule passieren mußten, bevor sie auf den mit Deckgläsern ausgelegten Boden der Petrischale gelangten.^{*)} Durch diese Anordnung schien erstens die Möglichkeit gegeben zu sein, wenigstens einige der an den Fortpflanzungszellen anhaftenden Bakterien anzuwaschen. Zweitens wurde hierdurch in wirksamer Weise verhindert, daß Diatomeen, die die zum Sporulieren ausgelagten flächigen Thalli oft dicht besetzen, die frisch hergestellten Kulturen verseuchten, wie dies beim direkten Aufliegen der bewachsenen Mutterpflanzen auf den Deckgläschen leicht eintritt. Das Entfernen solcher Infektionen ist zwar mit Glasnadeln oder einem Pinsel durchaus möglich, doch erfordert diese Arbeit oft mehr Zeit als die Herstellung einer neuen Kultur.

Es handelt sich also bei unseren Untersuchungen um Reinkulturen im Sinne SCHREIBERS (1927), d.h. Monokulturen bestimmter Pflanzen, die nicht bakterienfrei sind. Die Herstellung bakterienfreier Kulturen mißlang trotz mehrfacher Bemühungen. Eine störende Bakterienentwicklung während der Versuche wurde aber selbst in den Lösungen, die organische Zusätze erhalten hatten, nur selten beobachtet.

Wurden die Algen am Abend ausgelegt, so hatten sich am anderen Morgen meist genügend Keime auf einem der Deckgläser festgesetzt, das dann zertrümmert wurde, so daß geeignete sporentragende Splitter in die angesetzten Kulturlösungen übertragen werden konnten.

^{*)} Von einer Ausnützung der Phototaxis beweglicher Fortpflanzungszellen zur Herstellung von Braunalgen- und Enteromorpha-kulturen wurde abgesehen, weil sich die Schwärmer dabei auf den Deckgläsern, die dann auf der lichtzu- bzw. -abgewandten Seite der Petrischale aufgestellte werden müssen, oft so dicht ansetzen, daß sich die Keimlinge zu sehr gegenseitig beeinflussen und eine Kontrolle ihres Wachstums unmöglich wird.

Um einerseits übersichtlich verteilte Pflänzchen, andererseits auch eine genügende Anzahl von Vergleichsindividuen in den Kulturen zu haben, wurden Glasstücke mit 15-10 nicht zu engliegenden Sporen ausgewählt. Außerdem wurde jede Kulturserie in mindestens drei Parallelkulturen durchgeführt, so daß jede Angabe über die Wirkungsweise eines bestimmten Stoffes in einem Versuch an 30-50 Individuen ermittelt wurde.

Bei *Bangia* und *Ulothrix* wurde das Versuchsmaterial stets einer Klonkultur, die über viele Generationen fortgeführt wurde, entnommen, so daß mit physiologisch gleichartigen Fäden, deren Entwicklung dauernd überprüft werden konnte, gearbeitet wurde. Für die wenigen Versuche mit *Urospora penicilliformis* und *Enteromorpha intestinalis*, wie auch für die relativ langsam wachsenden Braunalgen und *Porphyra*, bei denen nicht die Bildung von neuen Sporen abgewartet wurde, ist dagegen stets frisches Material zum Ansetzen neuer Kulturen eingeholt worden.

Eine Erneuerung des Nährmedium erfolgte, falls nicht anders angegeben, nach jeder Durchsicht. Hierbei konnte die auch von anderen Autoren (z.B. KLEBS, 1896) gemachte Beobachtung bestätigt werden, daß der Lösungswechsel bei ausgewachsenen Pflanzen oft Sporulation bewirkt. Besonders auffällig war diese Erscheinung in einer Kultur von *Ceramium diaphanum*, in der nach drei Wochen beim Ersetzen der alten Lösung an kaum 1 cm großen Pflänzchen Tetrasporen auftraten, während diese unter natürlichen Verhältnissen allgemein erst an wesentlich größeren Exemplaren zur Ausbildung kamen.

6. Deurteilung der Kulturen

Die Durchsicht der Kulturen erfolgte erstmalig meist nach 6-7 und dann weiterhin alle 2-3 Tage. Da die Petrischalen nur etwa 6-10 ml Nährlüssigkeit enthielten, erfolgte die Kontroll direkt unter dem Mikroskop bei 60-120-facher Vergrößerung. Um dabei die Beobachtung der schräg oder senkrecht nach oben wachsenden Fäden zu erleichtern, wurden diese während des Zählens mit Hilfe eines sterilen Deckglases an den Boden ge-

drückt. Eine schädigende Wirkung dieser Maßnahme wurde in keinem Falle beobachtet. Sie ist auch kaum zu befürchten, da die Algen auch unter natürlichen Verhältnissen durch Wellenschlag oder anprallende Festpartikel ständig einer mechanischen Beanspruchung ausgesetzt sind. Eine Dauerbelastung muss allerdings vermieden werden, da dann außerordentlich lange Zellen gebildet werden, deren Chromatophor kontrahiert ist. Das Gesamtwachstum ist allerdings auch dann kaum gegenüber den sich normal entwickelnden Fäden verlangsamt.

Das Wachstum der Versuchsobjekte wurde bei *Bangia*, *Ulothrix* und *Enteromorpha*, sowie *Urospora* durch Auszählen der gebildeten Zellen ermittelt. Ergänzend hierzu war aber in einigen Kulturen ein Ausmessen der Zellgröße unerlässlich und zwar dann, wenn sich das Verhältnis von Zell-Länge / Zell-Breite von der Zusammensetzung der Nährlösung als abhängig erwies.

Der Mittlere Fehler der Mittelwerte der drei Parallelserien betrug dabei in den Kulturen mit durchschnittlich 15-30 Zellen etwa $\pm 1,4$. Bei niedrigeren Durchschnittswerten (4-15 Zellen) verringerte sich dieser Wert bis auf $\pm 0,4$. In höheren Zellbereichen (etwa 50 Zellen im Durchschnitt) war nur eine geringe Vergrößerung des mittleren Fehlers zu verzeichnen, etwa ± 3 , bis höchstens ± 5 , doch wurde in diesen Fällen in Wiederholungskulturen die Zuverlässigkeit der experimentellen Werte sichergestellt.

Bei den flüchtigen Braunalgen und *Porphyra* ist ein einfaches Auszählen der Zellen schlecht anwendbar. Es wurden deshalb bei *Porphyra*, deren Keimlinge relativ einheitlich gebaute, ovale Thallusflächen zeigen, die sich basal in ein kurzes Rhizoid verschmälern, das Produkt aus Länge und Breite als "Wachstum sin d e x" gewählt. Bei den Braunalgen dagegen ist die zahlenmäßige Erfassung des Wachstums schwieriger, da sich die jungen Keimlinge bei guter Ernährung frühzeitig verzweigen (vergl. H. KYLIN, 1933). Hier wurde daher die Längsausdehnung gemessen und das Kulturergebnis durch Beschreibung oder Zeichnung wiedergegeben.

III. Das natürliche Seewasser als Kulturmedium.

a) Die natürliche Fruchtbarkeit.

Wie auf dem Lande die Böden je nach ihrem Gehalt an Nährstoffen wechselnde Erträge liefern, können auch in dem nach aussen hin so einheitlich wirkenden Meer fruchtbare und nährstoffarme Wasserkörper unterschieden werden. Für die im Seewasser in grossen Mengen vorkommenden Ionen: Na, K, Ca, Mg, Cl, SO_4 und HCO_3 ergeben zwar die chemischen Analysen aus den verschiedensten Meeresgebieten stets etwa die gleichen Ionenverhältnisse, doch treten bei den Spurenelementen, wie z.B. Eisen und Mangan sowie besonders bei den für die Pflanzenentwicklung unentbehrlichen Nährelementen Stickstoff und Phosphor, erhebliche Schwankungen auf, die von pflanzlichen Meeresorganismen durch mehr oder weniger freudiges Wachstum oft schärfer als durch chemische Methoden angezeigt werden.

Es wurde daher bereits mehrfach mit gutem Erfolg eine biologische Analyse des Meerwassers zur Bestimmung der Fruchtbarkeit verschiedener Wasserproben angewandt: (Vergl. z.B. SCHREIBER, 1927; HARVEY, 1938, 1944; DE VALERA, 1940; H. KYLIN, 1941, 1946) Dabei zeigte sich, daß, abgesehen von mineralischen Salzen, auch unbekannte Stoffe organischer Natur im Meer und zwar besonders in den küstennahen Wassern der Bewuchszone vorhanden sein können, die das Gedeihen der Algen fördern.

Diese Beobachtungen weisen darauf hin, daß eine Prüfung zusätzlich gegebener Stoffe nur dann statthaft ist, wenn stets das gleiche Ausgangswasser benutzt wird, dessen Fruchtbarkeit möglichst gering ist. Es wurden daher für unsere Versuche einige 50 Liter Korbflaschen mit Oberflächenwasser der Kieler Aussenförde (Nähe Kiel Feuerschiff) gefüllt, sofort durch ein doppeltes Filter filtriert und im Keller des Institutes bei niedriger Temperatur (ca. $8-10^\circ\text{C}$) vorrätig gehalten.

Bei dieser Art der Aufbewahrung ist es allerdings nicht zu vermeiden, daß eine langsame Veränderung des Seewassers eintritt, die sich vor allen in einem Abbau der organischen Substanzen bemerkbar macht, wie aus den Beobachtungen MATUDAIRA's (1939) ~~fest~~ hervorgeht. Dieser Autor zeigte, daß die unterschiedliche wachstumsfördernde Wirkung von Wasserproben verschiedener Herkunft nach mehreren Wochen Lagerungszeit nicht mehr beobachtet werden konnte, da die hierfür verantwortlichen Stoffe bakteriell zer-
setzt wurden.

Eine derartige Umwandlung ist aber für die hier geplanten Untersuchungen gerade von Vorteil, denn nur bei Verwendung eines von Natur aus nährstoffarmen Seewassers lässt sich die Wirkung weiterer Zusätze anorganischer oder organischer Stoffe nachprüfen.

Um festzustellen, ob das Vorratswasser wirklich diesen Anforderungen genügt, wurde seine Fruchtbarkeit im Vergleich zu derjenigen von Wasserproben verschiedener Herkunft in Wachstumsversuchen an *Bangia pumila* geprüft. Zu diesem Zweck wurden Oberflächen- und Tiefenproben im Grossen und Kleinen Belt, sowie in der Eckernförder Bucht geschöpft, ihr Phosphat-, Nitrit-, Sauerstoff- und Salzgehalt sofort an Bord bestimmt^{+) und in üblicher Weise durch dreimaliges Erhitzen sterilisiert.⁺⁺⁾ Hierauf wurden sie zusammen mit dem Vorratswasser zu folgenden Versuchen angesetzt:}

- 1) Proben ohne jeglichen Zusatz
- 2) Verdünnung sämtlicher Wasserproben mit Leitungswasser auf den Salzgehalt des Vorratswassers
- 3) Zusatz von Stickstoff und Phosphat in den von SCHREIBER (1927) empfohlenen Konzentrationen ($0,1\text{g NaNO}_3/\text{l}$; $0,02\text{g Na}_2\text{HPO}_4$ •

Das Ergebnis dieser Kulturen ist zusammen mit den $12\text{ H}_2\text{O}/\text{l}$ chemischen Befunden in Versuch 1 zusammengestellt.

^{+) Für die Durchführung der Bestimmungen danke ich Herrn cand.rer.nat. Kay.}

^{++) Dass die Fruchtbarkeit des Seewassers durch Heißsterilisation gegenüber Entkeimung durch Filtrationsmethoden nicht verändert wird, hat HARVEY (1944) in Versuchen an *Chlamydomonas* nachgewiesen.}

Versuch 1

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 26.7. - 7.8. $t^{\circ} = 18$)

chemische Analyse

biologische Analyse

Herkunft	Tiefe m	S ‰	P /l	NO ₂ /l	O ₂ -Sätt. %	Zahl der gebildeten Zellen		
						natürl. Wasser	nach Verdg. auf S = 14‰	Zus.v. N+P
1)	2)	3)	4)	5)	6)	7)	8)	9)
Vorrats- wasser (Kieler Bucht)	0	13,9	3,0	1,6		4	3	25
Grosser Belt	0	18,4	4,6	4,6	102,5	5	4	30
	35	29,0	10,3	2,7	90,9	12	10	32
Kleiner Belt	0	17,3	6,5	3,8	99,5	5	4	30
	33	25,4	25,1	6,1	54,0	50	50	45
Eckernf. Bucht	0	15,3	3,3	2,2	101,0	5	4	—
	20	20,6	13,7	20,6	67	10	8	29

Man sieht, daß das Vorratswasser bei der chemischen und auch der biologischen Analyse sich als die nährstoffärmste Probe erweist. Auch die Oberflächenwasserproben sind sehr unfruchtbar und rufen nur einen geringen Zuwachs der Keimlinge hervor, während diejenigen der Tiefenstationen (Gr.Belt 35m; Kl.Belt 33m) entgegen den sonst gemachten Beobachtungen (DE VALERA, 1940; H. KYLIN, 1941) auch ohne Zusatz von Nährstoffen eine lebhafte Entwicklung der Keimlinge ermöglichen. Da die Tiefenproben, wie Kolonne 4 und 5 zeigen, besonders reich an Stickstoff und Phosphat sind, erscheint dieser Befund nicht verwunderlich. Eine genauere Betrachtung der Tabelle läßt aber erkennen, daß dadurch allein die Fruchtbarkeit dieser Wasserkörper nicht erklärt werden kann, denn auch dann, wenn noch eine Zugabe von Stickstoff und Phosphat erfolgt, (Kolonne 9) bleibt das Tiefenwasser den Oberflächenproben überlegen. Man könnte daran denken, daß andere mineralische Stoffe — beispielsweise das Eisen — in grösseren Mengen in der Tiefenwasser angereichert wären, doch darf auch die Möglichkeit, daß organische Stoffe die grössere Fruchtbarkeit hervorgerufen, nicht unberücksichtigt bleiben.

Diese dürften vor allem für das Wasser aus 33m Tiefe aus dem Kleinen Belt eine Rolle spielen, das direkt über dem dort aus Schlick bestehenden Boden geschöpft wurde und dessen geringe O_2 -Sättigung und hoher Nitritgehalt auf eine starke Abbautätigkeit hinweisen, durch die möglicherweise wachstumsfördernde Stoffe produziert und angereichert worden sind. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem Tiefenwasser der Eckernförder Bucht, wenngleich dessen Überlegenheit über das nährstoffarme Vorratswasser bei P- und N-Einsatz nur angedeutet ist. Der unterschiedliche Salzgehalt der untersuchten Wasserproben ist, wie Kolonne 8 zeigt, ohne Bedeutung. Das Wachstum der Algen wird in diesem Versuch lediglich durch den geringen Nährstoffgehalt der Proben bestimmt. Dieser ist, wie der Versuch zeigt, im Vorratswasser ausserordentlich gering, so daß es die Voraussetzungen für weitere Ernährungsphysiologische Untersuchungen in vollem Masse erfüllt.

b) Bedeutung des Salzgehaltes.

Es ist bekannt, daß der Salzgehalt nicht nur für die Besiedelung ganzer Meeresgebiete (z.B. Ostsee, Flussmündungen), sondern auch für die vertikale Gliederung der Algenzonen (trockenfallendes Litoralgebiet, Spritzzone) von entscheidender Bedeutung ist. (Vergl. OLTJAHNS, 1923; HOPPMANN, 1943). Besonders extremen Salzgehaltsschwankungen sind jene Algen ausgesetzt, die in der Spritzzone oder nahe der oberen Wasserlinie siedeln und oft stunden- oder, wie in der Ostsee, tagelang trockenfallen können. Zu diesem ökologischen Typus gehören von den hier untersuchten Algen vor allem *Bangia*, *Porphyra*, *Urospora*, *Ulothrix* und *Enteromorpha*, während die beiden Braunalgen als Bewohner des Litorals oder oberen Sublitorals in der Ostsee allgemein überflutet bleiben und daher viel weniger extremen Salzgehaltsschwankungen ausgesetzt sind. Obwohl vorgesehen war, alle Untersuchungen mit dem gleichen Vorratswasser von 14‰ Salzgehalt durchzuführen, schien es wünschenswert, wenigstens in grossen Zügen den Einfluss verschiedener Salzkonzentrationen auf das Wachstum der Algen kennen zu lernen, um festzustellen, ob erstens die Versuchsobjekte als Vertreter der zwei ökologisch voneinander abweichenden Gruppen sich dabei verschieden verhalten, und ob zweitens, der Salzgehalt des Vorratswassers den Salzgehaltsansprüchen der Versuchsalgen angemessen ist. Zwar wurde im vorhergehenden Abschnitt gezeigt, daß bei *Bangia* ein Einfluss des Salzgehaltes nicht nachweisbar war.

Da aber dort mehr oder weniger nährstoffarme Wasserproben untersucht wurden, kann die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß der Salzgehaltfaktor wegen des Fehlens von Nährstoffen gar nicht zur Auswirkung kommen konnte.

Da es nicht beabsichtigt ist, das Problem der Salzgehaltswirkung als Ganzes aufzurollen, soll im Folgenden nur die Dauerwirkung verschiedener Salzgehaltskonzentrationen auf das Wachstum einiger Vertreter der beiden ökologischen Gruppen untersucht werden.

Bei der Herstellung der verschiedenen Salzgehaltsstufen wurde künstliches Seewasser benutzt, das sich, wie in Kapitel V gezeigt werden wird, ausgezeichnet bewährt. Man hätte zwar durch Eindampfen oder Ausfrieren das Ostseewasser konzentrieren können, oder, ausgehend von Ozeanwasser dieses durch destilliertes oder Leitungswasser auf beliebige Konzentrationsstufen verdünnen können. Es ergab sich aber immer wieder, daß bei diesem Verfahren irgend welche Störungen in den Lösungen hervorgerufen würden, die sich in schlechtem Wachstum der Keimlinge ausdrückten. Dies geht aus Versuch 2 eindrucksvoll hervor. Hier wurde ein Seewasser von 8‰ einmal durch Verdünnen von Nordsee- (35‰) bzw. Ostseewasser (14‰) mit Leitungswasser hergestellt, zum anderen ein künstliches Seewasser von 8‰ benutzt. Allen Proben wurden Stickstoff und Phosphat in Konzentrationen von $0,1\text{g NaNO}_3/1$, $0,02\text{g Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}/1$ zugesetzt.

Versuch 2

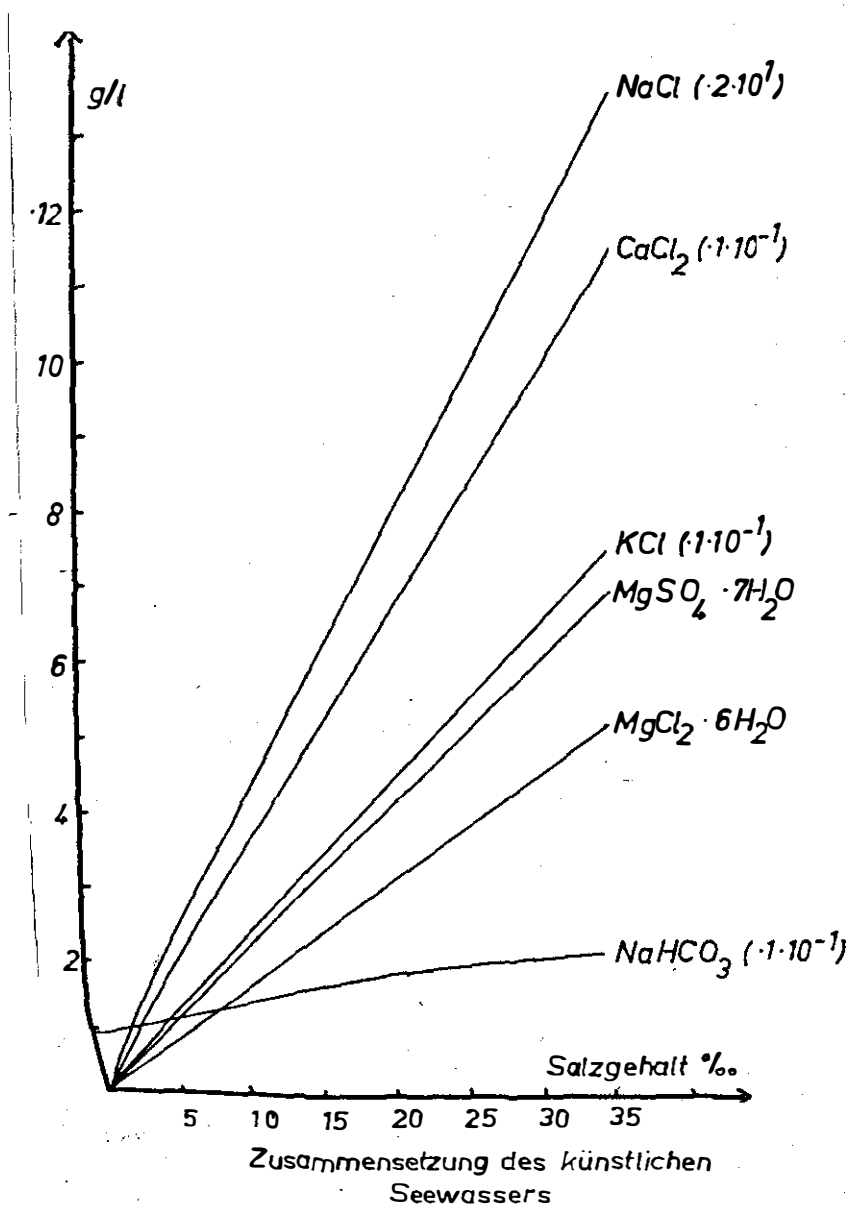
Bangia pumila.

(Versuchsdauer: 11.7. - 21.7. t° : 20)

Kontrolle nach Tagen	Zahl der gebildeten Zellen in		
	Nordsee + Leit.w. (+N + P) (8‰)	Ostsee + Leit.w. (+ N + P) (8‰)	künstl.S. (+ N + P + B + Mn) (8‰)
6	10	13	28
10	12	23	59

Hiernach ist ausgesüsstes Nordseewasser unbrauchbarer als Ostseewasser, das auf 8‰ gebracht wurde, so daß der allgemeine Schluss berechtigt zu sein scheint, daß das Wachstum von *Bangia* um so geringer ist, je stärker das natürliche Seewasser verdünnt wurde. Worauf diese Tatsache zurückzuführen ist, wurde nicht näher untersucht. Es ist unwahrscheinlich, daß durch das Leitungswasser irgend welche schädigende Stoffe mit hereingebracht werden, denn auch bei Benutzung von glasdestilliertem Wasser als Verdünnungsmittel tritt der beschriebene Effekt auf. Er ist hier sogar noch eindrucksvoller, da die Sporen in der Lösung Nordseewasser + destilliertes Wasser nur zur Ausbildung kurzer, blasiger Fäden kommen. Künstliches Seewasser von 8‰ dagegen bewährt sich ausgezeichnet. Da das synthetische Medium in allen gewünschten Konzentrationen hergestellt werden kann, bietet es einen guten Ausweg, die Salzgehaltsfrage ungestört von Verdünnungseffekten zu bearbeiten. Jede Konzentrationsstufe des künstlichen Seewassers erhielt ausserdem aus Abb. 1 zu entnehmenden Salz mengen einen Zusatz von Bor ($1,8 \cdot 10^{-3}$ g B/l), Mangan ($2,8 \cdot 10^{-4}$ g Mn/l), Stickstoff ($0,1$ g NaNO_3 /l) und Phosphat ($0,02$ g $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}$ /l). Das p_H von 8,0 wurde durch Zugabe von NaOH eingestellt.

Abb. 1



In der Zusammenstellung des Versuches 3 sind die Längenwerte von Phyllitiskeimlingen nach 9-tägiger Kulturdauer aufgeführt.

Versuch 3

Phyllitis fascia

Versuchsdauer: 22.4. - 1.5. $t^{\circ}\text{C} = 14$

Kontrolle nach Tagen	Längenmasse der Keimlinge (in μ) in künstl. Seew. (+N + P + B + Mn) von						
	5‰	10‰	15‰	20‰	25‰	30‰	35‰
9	100	133- 153	153- 166	155	130- 158	132	66

Wie schon in Kapitel II betont, bereitet die Beurteilung der Phyllitiskulturen lediglich nach den Längenmassen der Keimlinge einige Schwierigkeiten. Zwar sind die μ -Werte in der Lösung von 5‰ wesentlich geringer als bei 15 oder 20‰, doch vermögen diese nicht den krassen Unterschied der Pflänzchen in den beiden Konzentrationsstufen deutlich genug zu vermitteln. In 5‰ erscheinen nämlich die Keimlinge kränklich, blasig aufgetrieben und auffallend dunkel gefärbt. Während sich diese Symptome schon bei 10‰ verlieren, so daß hier zwar dunkel getönte und nicht buckelige, aber doch noch nicht sehr grosse Keimlinge auftreten, wachsen in 15-25‰ kräftige, verzweigte Exemplare heran. Innerhalb dieser drei Konzentrationsstufen können allerdings keine starken habituellen Unterschiede bemerkt werden. In den höheren Salzgehaltsstufen (30-35‰) ist das Wachstum wieder etwas verlangsamt, Nebenäste treten nicht mehr auf, und die Keimlinge nehmen ein dunkles, knorriges Aussehen an. Nach weiteren sieben Kulturtagen zeigte es sich, daß in den Kulturen von 5 und 10‰ keine wesentlichen Veränderungen mehr stattgefunden hatten. In den mittleren optimalen Konzentrationsbereichen waren daher sehr gesund aussehende Keimlinge herangewachsen, die infolge ihrer reichlichen aber lockeren Verzweigung bäumchenförmig erschienen, während in den stärker konzentrierten Lösungen schliesslich ganz abnormal klumpenförmige Wuchsformen beobachtet wurden.

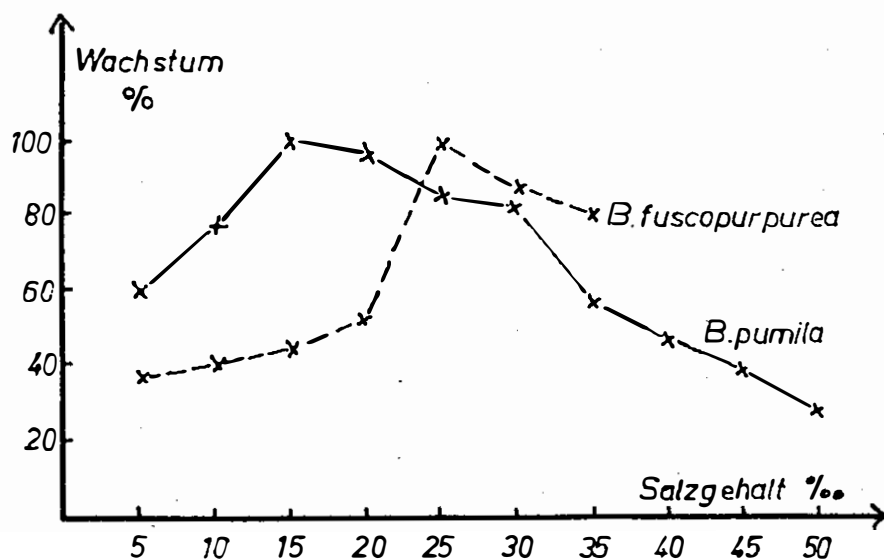
Für Phyllitis bieten also die mittleren Konzentrationsbereiche von 15 - 25‰ die besten Entwicklungsbedingungen.

Bei den Vertretern der Spritzzone wurden folgende Ergebnisse erzielt: Untersucht wurden die aus der Kieler Förde stammende *Bangia pumila* und die bei List auf Sylt gesammelte Nordseeform *Bangia fuscopurpurea*^{*)}. In Versuch 4 und 5 ist für beide Arten auf der Ordinate das Wachstum in Prozenten des optimalen Wachstums, auf der Abszisse die Konzentration der Versuchslösung (künstliches Seewasser) aufgetragen.

Versuch 4 und 5

Bangia pumila (Versuchsdauer: 11.4-21.4. t^o: 15)

Bangia fuscopurpurea (Versuchsdauer: 17.11-28.11. t^o: —)



Das Wachstumsoptimum liegt für *Bangia pumila* bei 15‰. Dieser Wert entspricht etwa dem durchschnittlich in der Kieler Förde auftretenden Salzgehalt. In den höheren wie auch in den niederen Konzentrationsstufen erfolgt ein Absinken der Wachstumsleistung, das sich bei Konzentrationen über 30‰ deutlich verstärkt. Bei 10 und 8‰ wachsen die Algen, wie schon oben aus Versuch 2 hervorgeht, noch normal heran und bilden sogar Sporen aus.

^{*)} Herrn stud. rer. nat. Wagner danke ich für die Beschaffung der Nordsee-Exemplare.

Erst bei 5 - 2% Salzgehalt erfahren die Keimlinge eine Wachstumshemmung, auch zeigen die einzelnen Zellen ein unregelmässiges und aufgedunsenes Aussehen. Im Süßwasser sterben die Sporen ab, ohne überhaupt mit der Entwicklung begonnen zu haben.

Etwas anders verhält sich die aus der Nordsee stammende *Bangia fuscopurpurea*. Ihr Wachstumsoptimum weist eine Verschiebung in höhere Salzgehaltsstufen (25%) auf. Das entspricht angenähert den Verhältnissen ihres natürlichen Standortes. In den konzentrierteren Lösungen ist, wie bei *Bangia pumila*, das Wachstum der Keimlinge nur wenig verlangsamt. Dagegen tritt mit abnehmendem Salzgehalt (20 - 15%) eine starke Hemmung der Entwicklung ein. Die Pflänzchen in 10% und noch viel stärker in 5% sind kaum noch als normal anzusehen. Sie tragen die für *Bangia pumila* in verdünnten Lösungen auftretenden Merkmale. Bei der Nordseeform drückt sich also eine Bevorzugung höherer Salzgehaltsstufen gegenüber der an mehr brackisches Wasser angepassten *Bangia pumila* aus.

Betrachtet man die Kulturergebnisse an *Phyllitis* und den beiden *Bangia*-Arten unter den zu Beginn des Kapitels geschilderten Gesichtspunkten, so findet man erstens, daß ganz offensichtlich eine Abhängigkeit des Wachstums von der Salzkonzentration der Kulturlösung vorliegt, in der zum Ausdruck kommt, was man von den Vertretern der beiden ökologischen Gruppen erwarten konnte: Algen der stets überspülten Zone (*Phyllitis*) können sich nur in einem eng begrenzten Konzentrationsbereich, etwa 15 - 25%, normal entwickeln, während Vertreter der trockenfallenden Gebiete, bezw. Spritzzone (*Bangiaceen*) allgemein in einem wesentlich breiteren Salzgehaltsbereich (3 - 30%) gedeihen. Das zeigen auch die in ähnlicher Weise durchgeführten Versuche ANDERSSONS (1942) besonders gut für *Enteromorpha intestinalis*. *Ulva lactuca* und *Enteromorpha linza* bevorzugen einen geringeren Konzentrationsbereich, obwohl sie auch der trockenfallenden Zone angehören. Zum anderen beweisen die experimentellen Daten, daß das Vorratswasser von 14% Salzgehalt durchaus den Salzgehaltsansprüchen der untersuchten Algen angemessen ist.

IV Stickstoff und Phosphor als Nährstoffe.

Für die Ernährung der Pflanzen sind Stickstoff und Phosphat besonders wichtig. Sie sind beide nur in äusserst geringen Mengen im Seewasser vorhanden und spielen daher als Minimumstoffe für das Pflanzenleben im Meer eine entscheidende Rolle. Während für das Phytoplankton in diesem Zusammenhang schon ein umfangreiches Beobachtungsmaterial vorliegt (vergl. z.B. BRANDT, 1904; SCHREIBER, 1927; WATTENBERG, 1936; STEINMANN NIELSEN, 1937; HARVEY, 1940; KREY, 1942) ist dagegen für die Benthosvegetation diese Frage bisher nur an Grünalgen in Angriff genommen worden (vergl. DE VALERA, 1940; H. KYLIN, 1941, 1943, 1946; ANDERSSON, 1942, 1943; A. KYLIN, 1945). Es soll daher an anderen Algen, besonders *Bangia pumila*, die Bedeutung dieser beiden Nährstoffe untersucht werden.

1) Stickstoff

Als Stickstoffquelle wurden: Nitrat, Ammonium, Nitrit, Harnstoff und Aminosäuren in ihrer Wirkung auf das Algenwachstum untersucht. Die Verbindungen wurden sterilisiertem Seewasser (Vorratswasser), das entsprechend der Schreiberlösung (siehe Seite 27) einen Zusatz von Phosphat ($0,02\text{g Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}/\text{l}$) erhalten hatte, in abgestuften Konzentrationen zugegeben. Als Versuchsobjekte dienten *Bangia pumila* und *Ulothrix implexa*. Die Ergebnisse einiger typischer Versuchsserien sind in der folgenden Zusammenstellung (Versuch 6-14) aufgeführt.

Versuch 6 - 14

Betrachtet man zunächst die Befunde an *Bangia pumila*, und zwar ohne Berücksichtigung der Aminosäuren, so sieht man den Gegensatz zwischen Nitrat bzw. Harnstoff einerseits und Nitrit bzw. Ammonium andererseits klar hervortreten. Während die stärkste Wachstumsförderung durch Nitrat und Harnstoff bei relativ hohen Konzentrationen (d.h. $1 \cdot 10^{-1}\text{g N/l}$ (Harnstoff) bzw. $1,6 \cdot 10^{-2}\text{g N/l}$ (NO_3)) stattfindet, wird bei Ammonium und Nitrit schon bei wesentlich stickstoffärmeren Lösungen ($2,6 \cdot 10^{-4}\text{g N/l}$ (NH_4) bzw. $2 \cdot 10^{-5}\text{g N/l}$ (NO_2)) optimales Wachstum erreicht.

[illegible]

Versuch 6 - 12

Eangi₃ pumila

Kulturdauer t ^o	17.11.-4.12.	3.11.-17.11.	9.3.-18.3.
	-	-	-

Zahl der gebildeten Zellen in Seewasser (Vorratswasser+P) mit
Zusatz von:

N-Quelle x	CO(NH ₂) ₂ (1·x)			NO ₃ 1,6·x)			NH ₄ 2,6·x)		
Kontr.n. (Tagen)	10	13	17	7	10	14	5	7	9
---6 g/l N	4,1	8,4	11,5	5,2	84,	16,9	6,6	14,5	24,9
10 ⁻⁵ "				7,4	10,0	19,9	7,1	14,7	31,5
10 ⁻⁴ "	5,6	7,7	15,3	7,7	12,5	28,2	8,2	19,0	38,5
10 ⁻³ "	6,1	11,7	25,1	7,6	13,8	32,3	7,9	13,7	34,0
10 ⁻² " 1	8,0	11,4	25,0	7,6	14,7	37,1	5,7	7,5	12,6
10 ⁻¹ "	9,1	12,8	26,7	7,3	13,1	27,7			
10 ⁰ "	5,9	8,6	14,1	6,6	11,1	26,2			

Versuch 13 und 14

Ulothrix implexa

Kultur- dauer t	1.2. - 21.2. 10				1.2. - 21.2. 10			
Zahl der gebildeten Zellen in Seewasser (Vorratswasser+P) mit Zusatz von:								
N-Quelle x	NO ₃ (1,6·x)				NH ₄ (2,6·x)			
Kontr. n. (Tagen)	7	12	16	21	7	12	16	21
-4 gN/l	2	5	8		2	5	8 ⁸⁾	
10 ⁻³ "	4	10	22	55	8	40	130 ⁺	
10 ⁻² "	4	20	57 ⁺	100	7	24	50	120 ⁺
10 ⁻¹ "	7	50	100 ⁺		4	14	30	60 ⁺
10 ⁰ "	5	50	80 ⁺	100 ⁺	1	+	+	+
Erdschreiber	4	25	100 ⁺		4	25	100 ⁺	

Die unterstrichenen Zahlen geben die optimalen Konzentrationen an.

+))

Fäden sporuliert.

In höheren Konzentrationen (über $2,6 \cdot 10^{-3}$ g N/l) ist Nitrit als ungünstig, Ammonium als ausgesprochen giftig anzusehen.⁺⁾ Von allen untersuchten Stickstoffverbindungen scheint für *Bangia* Nitrat die beste Stickstoffquelle zu sein, da es über einen weiten Konzentrationsbereich hin eine recht gute Verwertbarkeit zeigt. In der optimalen Konzentration hat es auch eine stärkere Wachstumssteigerung zur Folge, als z.B. das Ammonium, wie dies später auch aus Versuch 15 (Seite 22) deutlich hervorgehen wird. Am nächsten kommt ihm hinsichtlich der Breite des Optimums Harnstoff. Dieser ist aber, in hohen Konzentrationen, in denen Nitrat noch wachstumsfördernd wirkt, schon schädlich für die Pflanzen.

Hinsichtlich der Ergebnisse mit den Aminosäuren zeigt sich, daß alle drei untersuchten Verbindungen als Stickstoffquelle für *Bangia* brauchbar sind. Mit steigender Konzentration nimmt auch die Wachstumsleistung zu. Höhere Konzentrationen wurden wegen Bakterienentwicklung nicht angegeben, so daß nicht eindeutig ausgesagt werden kann, ob jeweils bei den höchsten der untersuchten Konzentrationen schon das Wachstumsoptimum erreicht ist. Das Fehlen absoluter Reinkulturen macht ebenfalls die Beurteilung unmöglich, ob die untersuchten Aminosäuren als solche von den Algen aufgenommen wurden oder ob erst eine Abspaltung von NH_4 durch die Versuchsobjekte selbst oder durch Bakterien eingetreten ist. Da ALGEUS (1948 a, b, c, 1949 a, b, 1950 a, b,) in bakterienfreien Kulturen von Süßwasserchlorophyceen nachweisen kann, daß diese Algen Aminosäuren unter Abspaltung von NH_4 verwerten, ist auch für unsere Versuchsobjekte diese Möglichkeit durchaus denkbar. Dem scheint allerdings die Tatsache, daß eine Zunahme des Stickstoffgehaltes bis auf $1 \cdot 10^{-3}$ (Asparaginsäure) bzw. $4,8 \cdot 10^{-3}$ (Alanin) noch weiterhin zu einer Steigerung des Wachstums führt, während in der gleichen Konzentration bei Ammoniumstickstoff die optimale Konzentration schon überschritten wurde, zu widersprechen, doch muss man bedenken, daß kaum der ganze angebotene NH_2 -Stickstoff sofort abgespalten wird. Man muss vielmehr annehmen, daß in den höchsten Konzentrationen dieser beiden Aminosäuren infolge des langsamen Abbaues die optimale Ammoniumkonzentration noch gar nicht oder erst höchstens annähernd erreicht wurde. Nimmt man nun den Extremfall

^{+) Die bei Ammoniumüberdosierung auftretenden Schäden werden auf Seite 24 beschrieben.}

an, daß wirklich die optimale Ammoniumkonzentration in den Aminosäuren enthaltenden Serien vorliegt und vergleicht dann deren Ergebnisse mit denjenigen der Ammoniumkultur, wie dies in Tabelle 1 zusammengestellt ist, so erkennt man, daß bei Asparaginsäure eine geringere⁺), bei Alanin und vor allem bei Cystin eine erheblich stärkere prozentuale Steigerung des Wachstums gegenüber der stickstoff-freien Kontrolle als in der ammoniumhaltigen Kultur stattgefunden hat.

Tabelle 1

	Alanin	Asparagins.	Cystin	Ammonium	Seewasser
Zellzahl	39,0	34,0	43,5	30,0 ⁺⁺)	20,3
%	192%	167 %	214 %	148 %	100 %

Alanin und besonders Cystin scheinen danach, abgesehen von ihrer Bedeutung als Stickstoffquelle, noch einen spezifischen Einfluss auf das Wachstum zu haben, worauf in Kapitel VI eingegangen werden wird.

Ein absoluter Stickstoffmangel drückt sich bei *Bangia* dadurch aus, daß die Fäden makroskopisch gesehen bräunlich getönt erscheinen. Das mikroskopische Bild zeigt, daß sich die Chromatophoren in den Zellen stark zusammengezogen haben.

Bei *Ulothrix* (Versuch 13 und 14) liegen die Verhältnisse im Prinzip ähnlich wie bei *Bangia*, lediglich die Breite des wachstumsfördernden Konzentrationsbereiches ist hier bei Nitrat weniger ausgeprägt. Bei hohen Nitratgaben konnte bei dieser Grünalge eine leichte Nitratspeicherung durch Diphenylamin-Schwefelsäure nachgewiesen werden, doch erreichte die Blaufärbung der Fäden nie die Intensität, wie sie an Brennesselblättern, die zum Vergleich herangezogen wurden, beobachtet werden konnte. Besonders auffällig ist bei *Ulothrix* die ausserordentlich starke wachstumsfördernde Wirkung der niedrigsten Ammoniumkonzentration ($2,6 \cdot 10^{-4}$ g N/l). Das

⁺) Auch ALGUS (1950 a) beobachtet an *Scenedesmus*, daß Asparaginsäure eine schlechtere Stickstoffquelle darstellt als Alanin.

⁺⁺) Dieser Wert wurde durch Interpolation ermittelt.

Wachstum in dieser Kulturflüssigkeit ist ebenso gut wie in der Erdschreiber-Lösung, die sich bisher stets als günstigste Kulturlösung erwies.

Ein Vergleich unserer Ergebnisse mit den Befunden ANDERSSONS (1942, 1943) und A. NYLINS (1945), die das Wachstum von *Ulva lactuca* und *Enteromorpha*-arten bei verschiedenem Stickstoffzusatz untersuchen, zeigt, daß diese Chlorophyceen sich im ganzen ähnlich verhalten, wenn auch geringe Abweichungen in den optimalen Konzentrationen vorliegen. Vor allem tritt auch hier sofort hervor, daß Ammonium und Nitrit bei niedrigen, Nitrat und Harnstoff dagegen bei höheren Stickstoffkonzentrationen ihre grösste Wirksamkeit entfalten. — Bei einem Vergleich der optimalen $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ -Konzentrationen für *Ulva lactuca*, *Enteromorpha intestinalis* und *Enteromorpha linza* findet ANDERSSON (1942) allerdings bei den drei Algen deutliche Unterschiede, die aber durch das ökologische Vorkommen erklärt werden können. *Enteromorpha intestinalis*, die verunreinigtes Wasser vorzieht, beansprucht grössere NH_4 -Mengen als die meist in klarem Wasser anzutreffenden *Enteromorpha linza* und *Ulva lactuca*. — In dieses Bild fügen sich auch die Beobachtungen SCHNEIBERS (1927) an der einzelligen marinen Chlorophycee *Carteria*, welche ebenfalls in niedrigen Konzentrationen durch Ammonium und Nitrit stärker als durch Nitrat gefördert wird. HARVEY (1940) dagegen kommt an marinen Diatomeen zu dem Ergebnis, daß Nitrat- und Ammonium-Stickstoff bis $2 \cdot 10^{-3}$ g N/l gleichwertige Stickstoffquellen sind. Höhere Konzentrationen wurden von ihm allerdings nicht untersucht.

Die meisten der hier untersuchten Stickstoffverbindungen liegen im Meer nebeneinander vor (vergl. COOPER, 1937). Es erhebt sich nun die Frage, wie sich die Algen bei einem gleichzeitigen Angebot von verschiedenen Stickstoffverbindungen verhalten, ob sie alle Stickstoffquellen gleichmässig ausnützen, oder ob sie die eine oder die andere bevorzugen. Es wurden daher Versuche *Bangia pumila* bei gleichzeitiger Zugabe von Nitrat- und Ammonium-Stickstoff zu natürlichem Seewasser (+ 0,02 g $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}/\text{l}$) durchgeführt. In Versuch 15 gibt Tabelle A die jeweils angewandten Konzentrationen, Tabelle B die in den entsprechenden Lösungen nach 7 Tagen an *Bangia pumila* ermittelten Zellzahlen an.

Versuch 15
Bangia punctata

(Versuchsdauer: 9.4.-16.4. t° : 21)

Tabelle A

(g N/l)

$\text{NO}_3 \backslash \text{NH}_4$	-	10^{-2}	10^{-3}	10^{-4}
-	1) 0	2) 10^{-2}	3) 10^{-3}	4) 10^{-4}
10^{-2}	5) 10^{-2}	6) $2 \cdot 10^{-2}$	7) $1,1 \cdot 10^{-2}$	8) $1,01 \cdot 10^{-2}$
10^{-3}	9) 10^{-3}	10) $1,1 \cdot 10^{-2}$	11) $2 \cdot 10^{-3}$	12) $1,1 \cdot 10^{-3}$
10^{-4}	13) 10^{-4}	14) $1,01 \cdot 10^{-2}$	15) $1,1 \cdot 10^{-3}$	16) $2 \cdot 10^{-4}$

Tabelle B

(Zahle der gebildeten Zellen)

$\text{g N/l NH}_4 \backslash \text{NO}_3$	-	10^{-2}	10^{-3}	10^{-4}
-	1) 11,3	2) 8,7	3) 28,9	4) 41,0
10^{-2}	5) 55,0	6) 13,6	7) 32,9	8) 41,2
10^{-3}	9) 24,5	10) 12,9	11) 36,8	12) 36,0
10^{-4}	13) 20,0	14) 14,7	15) 34,8	16) 48,7

Die Versuche bestätigen das bereits früher Gesagte, wenn man die erste Horizontale und Vertikale betrachtet. Hinsichtlich der Kombination von Nitrat und Ammonium ergibt sich dann, daß keine einfache Additionswirkung zustande kommt. Die Wachstumsleistung wird vielmehr in erster Linie durch die vorhandene Ammonium-Menge bestimmt. Bleibt die Nitratkonzentration konstant, so erfolgt eine Wachstumssteigerung mit abnehmender Ammoniumkonzentration. Ebenso wird auch bei konstanter Ammoniummenge und abgestufter Nitratkonzentration das Wachstum allein durch das Ammoniumangebot bestimmt, denn steigende Mengen von Nitrat haben in der optimalen Ammoniumlösung (10^{-4} g N/l) keine weitere Förderung zur Folge. (Kultur 16, 12, 8), da die Algen offensichtlich ihren Stickstoffbedarf weitgehend durch das Ammonium gedeckt haben. Andererseits rufen hohe Ammoniumgaben bei hohem wie auch niedrigem Nitratgehalt die für Ammoniumüberdosierung charakteristischen Schäden hervor (vergl. Seite 24) (Kultur 6, 10, 14). Vergleicht man Kulturen mit gleichem Stickstoffgehalt, der sich aber einmal aus einem Überschuss an Nitrat, das andere Mal aber durch eine grössere Beteiligung des Ammoniums zusammensetzt, so sieht man, daß hier gleichfalls das Wachstum von der Ammoniummenge gesteuert wird (z.B. Kultur 10 und 7; 14 und 8). Auch die letzte der Kombinationsmöglichkeiten, die in der Diagonale des Diagramms aufgetragen ist, bestätigt diesen Befund. Die Stickstoffkonzentration, die in diesem Falle aus gleichen Mengen Nitrat und Ammonium geliefert wird (Kultur 6, 11, 16), ermöglicht trotz abnehmender Stickstoffmenge eine lebhaftere Entwicklung der Keimlinge.

Analoge Versuche wurden auch bei der Braunalge *Phyllitis fascia* durchgeführt. Der Befund war der gleiche wie bei *Bangia pumila*.

Wir kommen also für *Bangia* und die Braunalge zu dem gleichen Ergebnis, wie es PEARSALL and LOOSE (1937) und PRATT und FONG (1940) an *Chlorella*, HARVEY (1940) an marinen Diatomeen und ANDERSSON (1942) an den Grünalgen *Ulva lactuca*, *Enteromorpha intestinalis* und *Enteromorpha linza* fanden.

Die Frage nach der besseren Ausnützbarkeit der Nitrat- und Ammoniumsalze ist besonders für höhere Pflanzen wiederholt diskutiert worden. (Man vergleiche hierzu die Berichte in den Fortschritten der Botanik, Bd. I bis XII). Für Grünalgen des Süßwassers

finden sich hierüber bei ALGENUS (1946) und LUDWIG (1938) zusammenfassende Darstellungen. Als entscheidender Faktor für die Bevorzugung der einen oder anderen Stickstoffquelle wird vielfach der P_H -Wert des Nährmediums hervorgehoben. URHAN (1932) zeigt z.B. für *Chlorella*, daß in saurer Lösung Nitrat besser aufgenommen wird, während das Ammonium bevorzugt im alkalischen Bereich in die Pflanzen eindringt. Für Meeresalgen dürfte diese Auffassung nach unseren Befunden kaum zutreffen, da beide Verbindungen, also auch das Nitrat, in dem alkalischen Milieu des Seewassers gut ausgewertet werden können. Auch bleibt dann das völlige Versagen des Ammoniums in höheren Konzentrationen unverständlich. Auch die Eigenschaft der beiden Stickstoffverbindungen, als physiologisch basische oder saure Salze zu wirken, die vielfach bei höheren Pflanzen und vor allem bei Süßwasser-
algen als Ursache der bevorzugten Verwertbarkeit der Nitrate bzw. Ammoniumsalze angesehen wird, dürfte für Meeresalgen kaum zutreffen, denn in Seewasser wird es wegen der Pufferung kaum zu einer so starken Ansäuerung oder Alkalisierung des Kulturmediums kommen, daß auf diesen Wege ein schädigender Einfluss auf die Organismen zu erwarten wäre.

Die Ursache für die Giftwirkung hoher Ammoniumkonzentrationen liegt daher vermutlich kaum in Änderungen der Aussenbedingungen, sondern muss in erster Linie in irgend welchen Vorgängen in der Zelle gesucht werden. So zeigen z.B. BROOKS (1923) an *Valoni*azellen und HOAGLAND (1923) an *Nitella*, daß die erste Folge von NH_4 -Behandlung eine sofortige Alkalisierung des Zellsaftes ist, die dann zu einer weitgehenden Schädigung des Plasmas führt. In unseren Versuchen fanden sich ebenfalls Anhaltspunkte dafür, daß unter NH_4 -Einfluss Störungen im Zellgeschehen auftreten. Sowohl *Bangia*- als auch *Urothrix*keimlinge wiesen in stärkeren NH_4 -Lösungen nicht mehr das normale Wuchsbild auf. Die Zellen waren ausgebeult und reihten sich unregelmässig aneinander. Das Plasma war ^{an} einzelnen Stellen der Zelle zusammengezogen, und neben der Veränderung der Chloroplastenplatte schien bei *Urothrix* auch eine Auflösung der Pyrenoiden stattgefunden zu haben. Durch Anfärben mit $KJ \cdot J_2$ konnten diese jedoch wieder sichtbar gemacht werden. Bei dieser Reaktion wurde aber die Beobachtung gemacht, daß im Gegensatz zu den blaugefärbten, also stärkehaltigen Pyrenoiden der mit Nitrat ernährten Fäden diejenigen der ammonium-

geschädigten Zellen nur braungetönt waren. Es war also keine abgelagerte Stärke in diesen Zellen vorhanden. Diese Beobachtung gab dazu Veranlassung, die Frage der NH_4 -Schädigungen noch weiter zu verfolgen. Es war naheliegend, die Ursache für das Ausbleiben der Stärkebildung im Assimilationsstoffwechsel der Algen zu suchen. Leider war es aber wegen der geringen Grösse sowohl der Keimlinge als auch der ausgewachsenen *Pangia*- oder *Ulothrix*-pflanzen bei den vorhandenen experimentellen Mitteln ^{nicht möglich,} mit den Kulturpflanzen selbst zu arbeiten. Es wurde daher *Eurcellaria fastigiata* als Versuchsobjekt gewählt.

Die Bestimmung der Assimilation und Atmung erfolgte nach der Winklermethode unter Verwendung von n/50 Natriumthiosulfat-Lösung. Die Algen wurden stets frisch aus der Kieler Aussenförde geholt und an einem kühlen Ort bei diffuser Beleuchtung aufbewahrt. Die zur Bestimmung ausgewählten Pflanzen wurden am Vortag des Versuches von anhaftenden Epiphyten befreit und in den Versuchsgefässen (300 ml Schliffstopfenflaschen) bis zum nächsten Morgen aufbewahrt. Die Assimilationsgefässe lagen während des Versuches in wassergefüllten weissen Wannen bei einer künstlichen Beleuchtung von ca. 800 Lux. Die Lichtquelle war allerdings infolge der unvermeidlichen Schwankungen des Lichtnetzes nicht völlig konstant. Die Temperatur betrug während der Versuche zwischen 10 und 12°C. Zu einer Versuchsserie, die sich über mehrere Tage hinzog, wurde nährstoffarmes, frisch geschöpftes und filtriertes Seewasser aus der Kieler Aussenförde benutzt. Für die Versuche wurde ein geeignetes Algenexemplar in zwei etwa gleichgrosse Büsche (Thallusstück a und b) geteilt, deren Assimilation zunächst in drei aufeinanderfolgenden Versuchen von je 1/2 Stunde Dauer geprüft wurde. Anschliessend wurde in zweistündigen Dunkelversuchen die Atmung ermittelt. Pflanze a blieb auch weiterhin in reinem Seewasser als Kontrolle, während Pflanze b von nun ab in die ammoniumhaltige Seewasserlösung eingebracht wurde, in der sie auch in den ganzen späteren Verlauf des Versuches blieb. Am nächsten und in den darauf folgenden Tagen wurden dann die Bestimmungen wie an ersten Tage wiederholt. Um individuelle Schwankungen der Algenstückergebnisse, die immer wieder bei derartigen Versuchen auftreten, nach Möglichkeit auszuschalten und, um die Ergebnisse der einzelnen Versuchsserien miteinander vergleichen zu können, wurde für die Beurteilung die Leistung der Pflanze b in % zu derjenigen der Pflanze a berechnet (Reihe A). Der Prozentwert des ersten Tages wurde dann als Ausgangswert gleich 100 gesetzt (Reihe B) und mit diesen die Ergebnisse der folgenden Versuchstage verglichen.

Die zugesetzte Ammoniumkonzentration betrug in Versuch 16 bis 18 0,01g N/l und in Versuch 19 0,1g N/l.

Man sieht aus der Zusammenstellung, daß bei NH_4 -Behandlung die Atmung stets ansteigt, während die Assimilation entweder sofort (Versuch 16) oder erst nach einer anfänglichen kurzen Stimulationsphase (Versuch 17-19) absinkt.

Versuch 16 - 19

Nr.	N-Gehalt des Seew. für Pfl. b	Vers. dauer (Std.)	apparante Assimil.		Atmung		reelle Assim.	
			mg O ₂ /Std.(b)		mg O ₂ /Std.(b)		mg O ₂ /Std.(b) Ass.+ Atm.	
			mg O ₂ /Std.(a)	• 100	mg O ₂ /Std.(a)	• 100	mg O ₂ /Std.(a) Ass.+ Atm.	
			A	B	A	B	A	B
16	— 0,01 g N/%	Kontr.	194	100	108	100	155	100
		4	151	78	132	122	144	93
		25	167	86	111	103	138	89
		47	124	64	131	121	126	81
17	— 0,01 g N/%	Kontr.	89	100	62	100	88	100
		24	109	122	82	132	104	118
		47	155	174	120	193	149	169
		72	93	104	108	174	94	107
		97	73	82	80	129	74	84
		120	52	58	85	137	64	73
18	— 0,01 g N/%	Kontr.	94	100	92	100	94	100
		4	126	134	107	116	123	131
		24	103	110	155	169	110	117
		49	118	126	120	130	118	126
19	— 0,1 g N/%	Kontr.	103	100	146	100	108	100
		5	102	99	200	137	112	104
		25	108	104	159	109	113	105
		48	104	101	160	110	111	103
		96	108	104	180	123	117	108
		145	89	86	224	153	103	95

Eine Deutung dieser Ergebnisse liesse sich vielleicht in folgen-
der Richtung suchen: Gesteigerte Ionenaufnahme ist stets an be-
stimmte Energielieferungen gebunden, die durch vermehrte Atmung
bereitgestellt werden. Darüber hinaus muss es zu einem weiteren
Anstieg der Atmung kommen, um geeignete Kohlenstoffverbindungen
zur Entgiftung der in den Zellen anwachsenden NH₄-Konzentrationen
zu beschaffen. Ob hierbei der Weg der Säure- oder der Amidentgif-
tung beschritten wird, ist für Meeresalgen völlig unbekannt. Solan-
ge nun die Zelle das NH₄-Gleichgewicht durch die Entgiftungsvor-
gänge in normalen Grenzen zu halten vermag, solange wird der Assi-
mulationsprozess ungestört oder sogar noch gesteigert vor sich
gehen. Können aber nicht mehr genügend Kohlenstoffverbindungen zur
Entgiftung bereitgestellt werden, so kommt es zu einer Schädigung
der Zelle und somit zu einem Absinken der Assimilation.

In diese Deutung fügt sich auch der scheinbar abweichende Versuch 16. Diese Alge stammte aus fünfzehn Meter Tiefe aus dem Grossen Belt und zeigte eine viel hellere, fast gelbliche Färbung, die vermuten liess, daß die Pflanze unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen gewachsen war. Durch den Mangel an Reservestoffen war daher schon eine anfängliche Entgiftung unmöglich, so daß sofort eine Depression der Assimilation einsetzen musste.

Nach dem Gesagten kann man also die Wirkung des Ammoniums auf den Gaswechsel der Algen so deuten, daß NH_4 , falls toxische Mengen unschädlich gemacht werden können, die Assimilation anregt, daß es aber dann, wenn keine Reservestoffe mehr für die Entgiftung vorhanden sind, eine starke Schädigung verursacht, die sich in einem Absinken der Assimilationsleistung ausdrückt. Die Atmung dagegen wird durch NH_4 -Zugabe stets stark angeregt. Es sei erwähnt, daß PIRSON und WILHELM (1950) an Chlorellen-Mangelzellen bei NH_4 -Gegenwart gleichfalls einen Abfall der Assimilation und einen Anstieg der Atmung nachweisen können.

Wendet man nun die Erfahrungen der Assimilations- und Atmungsversuche an *Furcellaria fastigiata* auf die Beobachtungen in den Bangia- bzw. Ulothrixkulturen an, dann würde damit das schlechte Wachstum bei hohen NH_4 -Gaben in den Algenkulturen ihre Erklärung finden: Die Algensporen stehen gewissermassen auf dem Stadium von Hungerpflanzen, denn die Reservestoffe, die sie von der Mutterpflanze mitbekommen haben, werden bei hohen NH_4 -Dosierungen rasch aufgebraucht, so daß es zu einer Schädigung der Zelle mit den oben beschriebenen Degenerationen kommt. Eine Neubildung von Reservestoffen ist aber auf Grund der starken Atmung und der gehemmten Assimilation nicht möglich, so daß ein normales Wachstum nicht mehr erfolgen kann.

2) Phosphor

Seitdem SCHREIBER (1927) die grosse Bedeutung des Phosphatgehaltes des Meerwassers für die Entwicklungsmöglichkeit der marinen Planktonorganismen nachgewiesen hat, wendete man die dort als optimal festgestellte Phosphatkonzentration in der sogenannten Schreiber-Lösung (Seewasser + $0,1 \text{ g NaNO}_3/1$ + $0,02 \text{ g Na}_2\text{HPO}_4/1$) wiederholt für Kulturen der Benthosalgen an. Auch in unseren

bisherigen Versuchen wurde Phosphat mit gutem Erfolg in der Schreiber-Konzentration ($0,02\text{g Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}/1 = 1,7 \cdot 10^{-3} \text{g P/l}$) zugegeben, doch blieb dabei zunächst unberücksichtigt, ob die angewandte Konzentration optimal war. Die Prüfung dieser Frage soll jetzt nachgeholt werden (Versuch 20).

Sekundäres Natriumphosphat wurde natürlichem Seewasser (Vorratswasser) nach Zusatz von $0,1\text{g NaNO}_3/1$ in Konzentrationen von $3,5 \cdot 10^{-2}$ bis $1,7 \cdot 10^{-5} \text{g P/l}$ zugegeben und die Wirkung dieser Lösungen auf das Wachstum von *Bangia pumila* untersucht.⁺⁾

Versuch 20

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 8.9. - 18.9. t°: 17)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in Seewasser + N mit Phosphorzusatz (g P/l)					
	$3,5 \cdot 10^{-2}$	$1,7 \cdot 10^{-2}$	$1,7 \cdot 10^{-3}$	$1,7 \cdot 10^{-4}$	$1,7 \cdot 10^{-5}$	—
6	5,4	9,5	7,4	8,5	6,4	5,1
10	12,8	24,7	37,3	32,9	17,5	12,2

Wie aus Versuch 20 zu ersehen ist, entwickelt sich *Bangia* bei Zugabe von $1,7 \cdot 10^{-3} \text{g P/l}$ am besten. Die höchste der untersuchten Konzentrationen ($3,5 \cdot 10^{-2} \text{g P/l}$) wirkt sehr ungünstig auf die jungen Keimlinge, da diese, abweichend von den normal ernährten Pflanzen, sehr lange und schmale Zellen ausbilden. In der Kontrollkultur ohne Phosphatzusatz sind die Chromatophoren in den Zellen der Fäden kontrahiert, wie dies ebenfalls bereits für Stickstoffmangelpflanzen beschrieben wurde. Für *Bangia* ist dieses Merkmal also offenbar ein Ausdruck schlechter Stickstoff- und Phosphatversorgung. Chromatophorenkontraktion wurde auch für die *Bangia*-*Porphyridium cruenta* beobachtet (E. und O. PRINGSHEIM, 1949), doch konnte bei dieser Alge diese Degenerationserscheinung schon

⁺⁾ K. NYLIN (1942) macht darauf aufmerksam, daß bei seinen Untersuchungen eine leichte Ausflockung von Calciumphosphat bei Zusatz von $0,01\text{g Na}_2\text{HPO}_4$ erfolgte. Da wir aber mit salzärmerem Seewasser arbeiteten, trat der beschriebene Effekt nur in der höchsten P-Konzentration ($3,5 \cdot 10^{-2} \text{g P/l}$) und hier auch nur in geringem Maße auf.

allein durch Stickstoffzusatz rückgängig gemacht werden.

Hinsichtlich ihres Phosphatanspruches verhält sich *Bangia* ähnlich wie die von ANDERSSON (1942) untersuchten Grünalgen *Enteromorpha linza* und *Ulva lactuca*, die bei $0,001\text{g Na}_2\text{HPO}_4$ d.h. $1,7 \cdot 10^{-3}\text{g P/l}$ (*Ulva*) bzw. $0,005\text{g Na}_2\text{HPO}_4$ ^{*)} d.h. $8,5 \cdot 10^{-3}\text{g P/l}$ (*Ent.intest.*) ihre optimale Entwicklung zeigen. Das gilt aber nur für Phosphat als sekundäres Salz. Das primäre saure Salz erweist sich nach dem gleichen Autor als wesentlich ungünstiger.

Anders waren die Befunde an der Braunalge *Scytosiphon lomentarius*. Da die Beurteilung der Keimlinge nach den Längenmassen schwierig ist, wurden die in den jeweiligen Kulturlösungen auftretenden Keimlingstypen in Zeichnungen wiedergegeben. (Vergl. Versuch 21). Abweichend vom *Bangia*-versuch kam hier künstliches Seewasser zur Anwendung (Siehe Kap.V). Der Stammlösung (+ $0,1\text{g NaNO}_3/\text{l}$, + $0,02\text{g Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}/\text{l}$, + $18 \cdot 10^{-3}\text{g B/l}$ + $2,8 \cdot 10^{-4}\text{g Mn/l}$) wurde sekundäres Phosphat in Konzentrationen von $1,7 \cdot 10^{-4}$ - $3,5 \cdot 10^{-2}\text{g P/l}$ zugesetzt.

Die optimale Konzentration wurde in diesem Versuch bereits bei $1,7 \cdot 10^{-4}\text{g P/l}$, also um eine Zehnerpotenz niedriger als bei *Bangia* gefunden, aber auch höhere Konzentrationen sind, abgesehen von $3,5 \cdot 10^{-2}\text{g P/l}$, fördernd für die Keimesentwicklung. Eine Beeinflussung der Chromatophoren wie bei *Bangia* wurde nicht beobachtet.


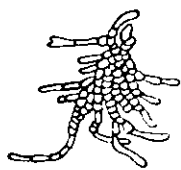
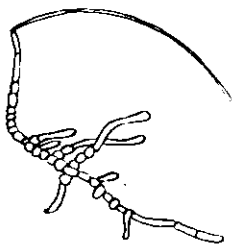
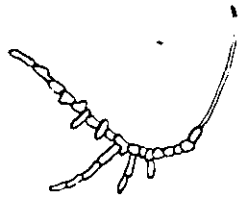

Obwohl für die Braunalge ein etwas geringerer Phosphatanspruch nachgewiesen werden konnte, wurde die von SCHREIBER (1927) empfohlene Konzentration ($0,02\text{g Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O} = 1,7 \cdot 10^{-3}\text{g P/l}$) in den folgenden Versuchen als Grundlage gewählt, da sie sowohl für *Bangia* als auch ^{für} die von ANDERSSON (1942) untersuchten Grünalgen als optimal gefunden wurde und auch für *Scytosiphon* in keiner Weise schädigend wirkt.

*) Der Kristallwassergehalt der verwendeten Salze wurde nicht angegeben.

Versuch 21

Scytosiphon lomentarius

(Versuchsdauer: 15.4. - 29.4. t° : 14)

<p>künstliches Seewasser (N,B,Mn)</p> 	
 <p>$1,7 \cdot 10^{-6} \text{ gP/l}$</p>	 <p>$17 \cdot 10^{-3} \text{ gP/l}$</p>
 <p>$1,7 \cdot 10^{-2} \text{ gP/l}$</p>	 <p>$3,4 \cdot 10^{-2} \text{ gP/l}$</p>

V. Die Bedeutung der Spurenelemente.

Es ist bekannt, daß ausser den Nährelementen Stickstoff und Phosphor auch noch andere mineralische Stoffe, die sogenannten S p u r e n e l e m e n t e , für die Pflanzenentwicklung von Bedeutung sind. Der Begriff der Spurenelemente wird hier im Sinne der Ernährungphysiologie gebraucht. Es hat sich aber auch in der Ozeanographie eingebürgert, von Spurenstoffen zu sprechen. Unter diesem Begriff werden nach KALLE (1945) alle jenen Elemente zusammengefasst, deren Vorkommen im Meerwasser unter etwa 1g/m^3 liegt. Es ist klar, daß sich hierdurch Widersprüche zu der in der Ernährungsphysiologie üblichen Auffassung der Spurenelemente ergeben. So gehören z.B. Stickstoff und Phosphat für den Ozeanographen zu den Spurenelementen, für den Physiologen sind sie dagegen Nährstoffe. Auf der anderen Seite wird Bor, das zwar in geringeren Mengen als die Hauptelemente im Seewasser vorkommt, aber doch nicht zu dessen Spurenelementen im ozeanographischen Sinne gerechnet wird, in der Ernährungsphysiologie als Spurenelement gewertet.

Obwohl es sich bei dem bisher benutzten Seewasser um ein ausserordentlich nährstoffarmes Medium handelt, ist es doch für Untersuchungen der ernährungsphysiologischen Bedeutung der Spurenelemente kaum brauchbar, da es fast alle Elemente, wenn auch oft nur in ganz geringen Konzentrationen, enthält. Dadurch wird es aber unmöglich, z.B. niedrigeren als die von Natur aus im Seewasser schon vorhandenen Konzentrationen zu prüfen. Auch wäre es denkbar, daß die im Seewasser schon enthaltenen Mengen bereits für ein optimales Wachstum der Algen ausreichend wäre, so daß ein noch so geringer künstlicher Zusatz zu keiner weiteren Wachstumssteigerung mehr führen könnte und somit falsche Schlüsse gezogen werden müssten. Dieser Fehlerquelle kann am ehesten durch Verwendung eines künstlichen Seewassers begegnet werden.

A) Die Stammlösung des künstlichen Seewassers.

Künstliches Seewasser wurde bereits bei der Kultur der verschiedensten marinen Organismen mit mehr oder weniger gutem Erfolg benutzt. Während es ALLEN (1914), PEACH und DRUMMOND (1924) nur dann gelingt, Diatomeen — mit Ausnahme von *Nitzschia closterium* f. *minutissima* — in künstlichem Seewasser zu ziehen, wenn diesem noch etwas natürliches Seewasser oder Algenextrakte zugesetzt werden, können LEVRING (1945a) und PETERS (1948) Keimlinge von *Ulva lactuca* und *Enteromorpha intestinalis* in der rein anorganischen Lösung eines künstlichen Seewassers kultivieren. Ohne Kenntnis der letztgenannten Arbeiten wurde von uns nach den Angaben von KALLE (1945) ein künstliches Seewasser von 15‰ Salzgehalt als Stammlösung hergestellt, welches folgende Zusammensetzung besitzt:

NaCl:	11,55 g/l	
KCl:	0,32	
CaCl ₂ :	0,49	
MgSO ₄ :	1,45	(d.h. MgSO ₄ · 7 H ₂ O: 2,97g/l)
MgCl ₂ :	1,03	(d.h. MgCl ₂ · 6 H ₂ O: 2,19g/l)
NaHCO ₃ :	0,15	

Die Werte von KALLE (1945) beziehen sich allerdings auf Ozeanwasser, so daß das hier benutzte künstliche Seewasser von 15‰ Salzgehalt ein verdünntes Ozeanwasser darstellt, das sich nicht absolut mit Ostseewasser von 15‰ deckt; denn der Salzgehalt des Ostseewassers entsteht durch Verdünnung des einströmenden Nordseewassers mit Süßwasser, das seinerseits auch Salz mit sich führt (z.B. HCO₃, SO₄, Cl, Ca, Mg), so daß es für einige Ionen in dem Brackwasser zu einer Verschiebung der für Ozeanwasser geltenden Ionenverhältnisse kommt. (Vergl. ZARINS und OZOLINS, 1935; CRISPENBERG, 1937; WITTIG, 1940). Bei der Herstellung des künstlichen Seewassers wurde auf diese Beobachtungen nur hinsichtlich des Bicarbonatgehaltes Rücksicht genommen. Es wurde zu diesem Zweck die Alkalinität des Ostsee-Vorratswassers nach den Angaben von KÄNDLER (1930) titrimetrisch bestimmt

(1,75 mÄquiv./l) und das synthetische Seewasser mit der, diesen gefundenen Werte Äquivalenten Menge von NaHCO_3 (0,15 g/l) angesetzt. Die Einstellung des p_H -Wertes von 8,0 erfolgte dann mit NaOH .

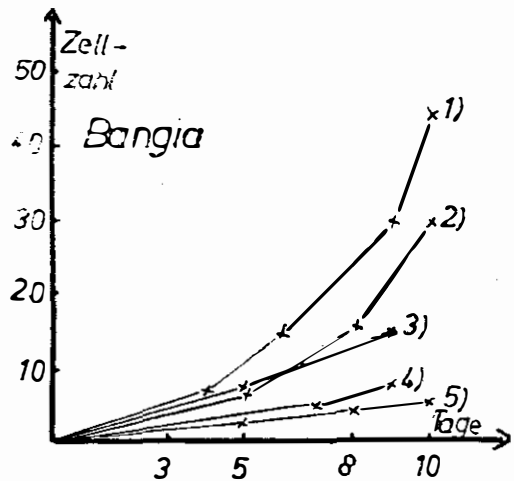
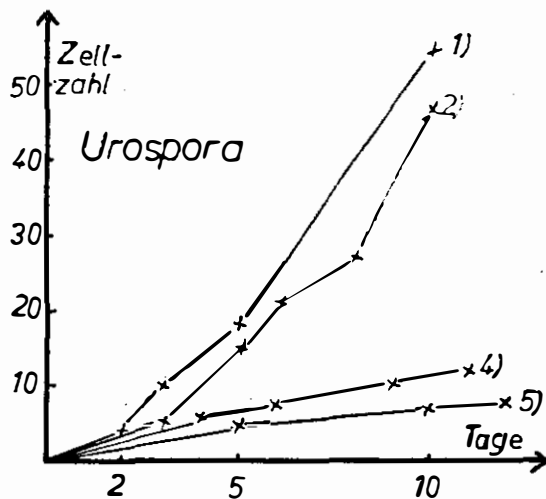
Um die Brauchbarkeit der Stammlösung des künstlichen Seewassers dieser Zusammensetzung zu prüfen, wurde es in seiner Wirksamkeit auf die Algen mit anderen Nährlösungen, die sich bei der Kultur mariner Organismen bewährt haben, verglichen: ⁺⁾

- 1) Erdschreiber-Lösung
- 2) Miquel-Allen-Lösung
- 3) Schreiber-Lösung
- 4) Seewasser (Vorratswasser)
- 5) Stammlösung künstliches Seewasser.

Die Untersuchungen wurden an *Bangia pumila* und *Urospora penicilliformis* durchgeführt.

Versuch 22 und 23

(Versuchsdauer: 19.4 - 29.4. t° : 15)



1) Erdschreiber-Lösung, 2) Miquel-Lösung, 3) Schreiber-Lösung,
4) Vorratswasser, 5) künstliches Seewasser.

⁺⁾ Erdschreiberlösung:

- 1) 0,1g NaNO_3 /l
0,02g $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}$ /l
50ml Erdbabkochung/l

Schreiber-Lösung

- 3) 0,1g NaNO_3 /l
0,02g $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}$ /l

2) Miquel-Allen-Lösung:

Pro Liter Seewasser werden 2ml der Lösung A und 1ml der Lösung B zugegeben.

Lösung A:

- NaNO_3 2g
 KNO_3 2g
 NH_4NO_3 1g
Aqua dest. 100g

Lösung B:

- Na_2HPO_4 4g
 CaCl_2 4g
 FeCl_3 2g
 HCl conc. 2g
Aqua dest. 80g

Hiernach bewährt sich die Erdschreiber-Lösung, wie zu erwarten war, als bestes Kulturmedium, das in seiner Wirksamkeit auch nicht von der sehr brauchbaren Miquel-Lösung erreicht wird. Auch die Schreiber-Lösung ermöglicht bei *Bangia* einen reichlichen Zuwachs der Keimlinge, während in reinem Seewasser, im Vergleich zu den anderen Lösungen, die Entwicklung nur sehr langsam vor sich geht. In dem künstlichen Seewasser schliesslich keimen die Sporen zwar aus, doch erreichen die jungen Keimlinge nach 10 Kulturtagen höchstens das 6 - 7 Zellstadium. Dabei entwickeln sie sich allerdings nicht ganz normal, sie erscheinen buckelig und verkrümmt, LEVING (1945a), dessen Arbeit uns erst zugänglich wurde, als unsere Untersuchungen mit künstlichem Seewasser schon im Gange waren, verwendete ein praktisch identisches künstliches Seewasser, doch konnte der Autor an *Ulva lactuca* in dieser Stammlösung überhaupt kein Wachstum der Zygoten feststellen, während bei ^{Ent.}*Ulva* *linza*, ganz in Übereinstimmung mit unseren Befunden an *Bangia* und *Urospora*, erst nach Erreichung eines 8-Zellenstadiums das Wachstum zum Stillstand kam. Da sicher auch in der Stammlösung noch minimale Spuren von Elementen, die für das Wachstum notwendig sind, als unvermeidliche Verunreinigungen auch der besten käuflichen Präparate vorhanden sind, ergibt sich daraus, daß die einzelnen Algen einen unterschiedlichen Mindestbedarf an Spurenstoffen haben. Für *Ulva lactuca*, als vielleicht besonders anspruchsvolle Art, ist das künstliche Seewasser praktisch frei von Spurenstoffen, während für die genügsameren Formen, wie ~~Ent.~~ *Ulva* *linza*, *Bangia* *pumila* und *Urospora* *penicilliformis*, die minimalen Verunreinigungen zusammen mit den in den Sporen vorhandenen Stoffen dazu ausreichen, die Keimung und noch ein geringes Wachstum einzuleiten. Das kümmerliche und krankhafte Aussehen unterstreicht dabei die völlig ungenügende Versorgung mit Spurenstoffen, während die eintretende Keimung beweist, daß die Stammlösung in ihrer Zusammensetzung als Ganzes den Verhältnissen des natürlichen Lebensmilieus entspricht. Sie wurde deshalb in der angegebenen Zusammensetzung als Grundlage für die folgenden Untersuchungen verwendet.

B) Der Einfluss von Bor, Mangan und Eisen.

Nachdem sich die künstliche Stammlösung, in der die Hauptelemente des Seewassers vorhanden sind, als brauchbar erwiesen hatte, konnte nun die Bedeutung der Spurenstoffe für das Gedeihen der Versuchspflanzen geprüft werden. Da einige dieser Stoffe (z.B. Bor, Mangan und Eisen) nach den bisher gemachten Beobachtungen eine besondere Rolle bei der Pflanzenernährung spielen, sollen diese gesondert von anderen, weniger wichtigen (z.B. Al, Zn, Cu, Li, Mo und F) betrachtet werden.

1) Bor

Bor spielt im Seewasser in biologischer und ^{chemischer} physikalischer Hinsicht eine entscheidende Rolle: nach den Angaben von GOLDSCHMIDT und PETERS (1932) ISELSRUD, THOMPSON and ZWICKERS (1938) wird es oft von marinen Pflanzen und Tieren in erheblichen Mengen gespeichert und dient zusammen mit dem Bicarbonat - Carbonat- CO_2 - System zur Pufferung des Seewassers (SVERDRUP, 1946).

Obwohl Bor im Meer wahrscheinlich als Borsäure vorliegt, (SVERDRUP, 1946) erschien es wünschenswert festzustellen, ob auch andere Borquellen von den Algen ausgenutzt werden und welches die günstigsten Konzentrationen für die Entwicklung der Keimlinge sind. Untersucht wurden daher Borsäure und Borax.

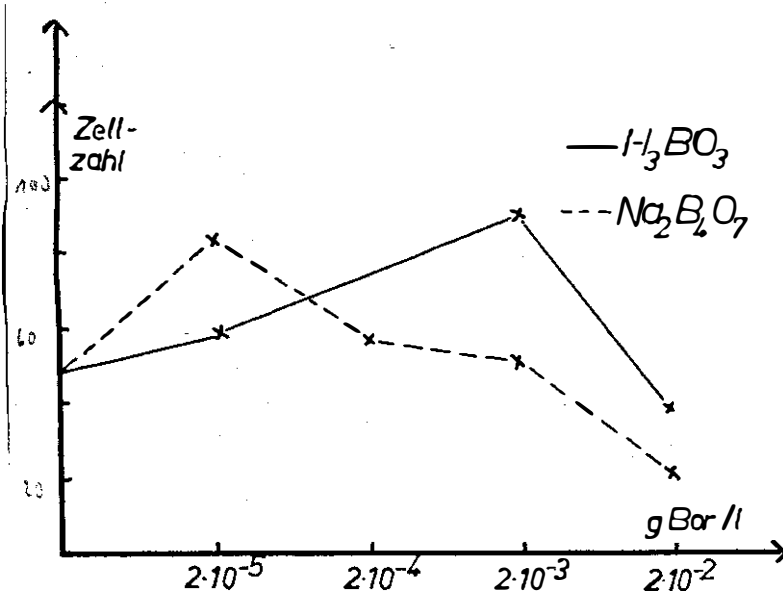
Der Borgehalt für ein Seewasser von 15‰ wurde nach dem Verhältnis $\text{B/Cl} = 0,0223 \text{ mg Atom B/1g Cl}$ (ISELSRUD, THOMPSON and ZWICKERS, 1938) zu $2 \cdot 10^{-3} \text{ g B/l}$ berechnet. Dem entsprechen $11,5 \text{ mg/l H}_3\text{BO}_3$ oder $17,6 \text{ mg/l Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10 \text{ H}_2\text{O}$. Beide Salze wurden in den folgenden Untersuchungen in äquivalenten Mengen in Konzentrationen von $2 \cdot 10^{-2}$ - $2 \cdot 10^{-5} \text{ g B/l}$ der Stammlösung des künstlichen Seewassers (+ $0,1 \text{ g NaNO}_3$ + $0,02 \text{ g Na}_2\text{HPO}_4$ + $2,2 \cdot 10^{-4} \text{ g Mn/l}$ +)¹⁾ zugesetzt und die Lösungen an *Bangia pumila* und *Porphyra leucocticta* geprüft.

+) Vergleiche Kapitel V B, b.

Versuch 24

Bangia pumila

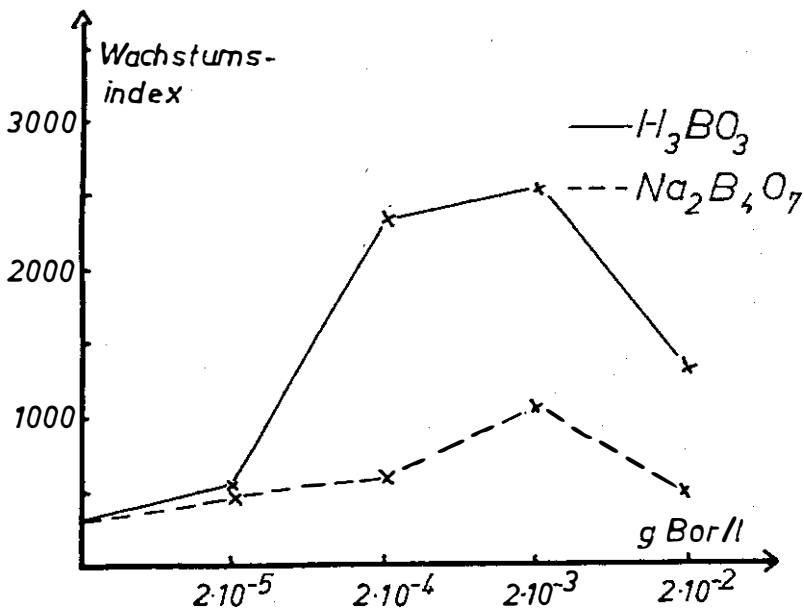
(Versuchsdauer: 6.5. - 18.5. t° : 17)



Versuch 25

Porphyra leucosticta

(Versuchsdauer: 27.4. - 18.5. t° : 15)



In Versuch 24 sind die nach 13-tägiger Kultur an *Bangia*, in Versuch 25 die nach 21-tägiger Kultur an *Porphyra* ermittelten Wachstumswerten wiedergegeben. Es geht daraus hervor, daß das Wachstum gegenüber der bor-freien Kontrolle erheblich gefördert ist. Daraus ist zu schliessen, daß Bor zu den für die Ernährung unbedingt notwendigen Spurenstoffen gehört. Gegenüber den beiden Borquellen verhalten sich die beiden *Bangiaceen* allerdings etwas verschieden. Während bei *Porphyra* in der Boraxlösung das Wachstum nur unerheblich gefördert ist, wird die Entwicklung von *Bangia* durch niedrige Boraxgaben erheblich beschleunigt. Das Wachstum in $2 \cdot 10^{-5}$ g B/l als Borax erreicht sogar fast die Stärke der optimalen Borsäurelösung von $2 \cdot 10^{-3}$ g B/l. In allen anderen Fällen sind dagegen die mit Borsäure ernährten Pflanzen den boraxhaltigen Kulturen deutlich überlegen. Bei beiden Algen liegt die optimale Borsäurekonzentration bei $2 \cdot 10^{-3}$ g B/l. Eine weitere Steigerung der Borsäuremenge wird von *Porphyra* zwar vertragen, so daß das Wachstum der Keimlinge besser als in der bor-freien Kontrollkultur ist, doch geht mit Zunahme der Konzentration die Wachstumsleistung erheblich zurück. *Bangia* dagegen erfährt nach Überschreiten der optimalen Konzentration gegenüber der bor-freien Kontrolle besonders in der Boraxlösung eine Hemmung.

Anspruchsvoller scheint nach den Untersuchungen A. KYLINS (1943) und SUNNBSONS (1945) *Ulva lactuca* zu sein. Diese Alge zeigt erst bei $1,8 \cdot 10^{-3}$ bzw. $1,8 \cdot 10^{-2}$ g B/l (= 0,01 g $H_3BO_3\%$), d.h. bei einer für die *Bangiaceen* schon schädlichen Konzentration ihre optimale Entwicklung. Dabei ist noch zu beachten, daß die Versuche der schwedischen Autoren mit natürlichem Seewasser, das selbst schon borhaltig ist, durchgeführt wurden.

Über den Mechanismus der Borwirkung ist noch wenig bekannt. Daß Bor das Wachstum von Blütenpflanzen, deren Pollenschläuche, von Pilzen und Algen beschleunigt, wurde wiederholt nachgewiesen (vergl. SCHARRER, 1944). Abweichend verhalten sich allerdings bestimmte *Chlorella*-formen, die nach STEGMANN (1940) und MEYER (1936) unabhängig von Borzusatz wachsen. Untersuchungen über die Frage, ob Bor in bestimmte Stoffwechselprozesse, z.B. Eiweiß- oder Kohlenhydratumsatz der Pflanzen direkt eingreift, führten zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen (vergl. SCHARRER, 1944).

Für *Ulva lactuca* konnte allerdings SUNDBSON (1945) einen deutlich stimulierenden Einfluss des Bors auf die Assimilation nachweisen. Seine Befunde stimmen hiermit mit den Ergebnissen von BUKATSCH (1938) und BAUMEISTER (1943) überein, die an submersen Wasserpflanzen ebenfalls eine Assimilationssteigerung durch Borzugabe beobachteten.

Es wurde bereits erwähnt, dass marine Organismen Bor zu speichern vermögen. GOLDSCHMIDT und PETERS (1932) geben z.B. für *Laминаria saccharina* und *Fucus vesiculosus* an, daß in der Asche bis zu 1% B_2O_3 gefunden werden, während die Analysenergebnisse, die IGELSRUD, THOMPSON and ZWICKER (1938) veröffentlichten, etwas niedriger liegen (etwa 0,2% B_2O_3 der Asche von *Alaria tenuifolia*). Diese Tatsache, wie auch die Ergebnisse der Wachstumsversuche lassen vermuten, daß das Bor in den Algen eher die Rolle eines Baustoffes als lediglich die eines Stimulators spielt, doch bedarf diese Annahme einer experimentellen Bestätigung. Es schien möglich, durch zeitlich abgestuftes Angebot borhaltiger Lösungen einer Klärung dieser Frage näher zu kommen.

Fäden von *Bangia* wurden, um eine unerwünschte Boraufnahme vor Beginn des Versuches zu vermeiden, in bor-freiem künstlichem Seewasser (+ 0,1g $NaNO_3$ /l + 0,02g $Na_2HPO_4 \cdot 12 H_2O$ /l + $2,8 \cdot 10^{-4}$ g Mn/l) zum Sporulieren ausgelegt. Die Sporentragenden Deckgläschen wurden dann für 20 Minuten, 28 oder 48 Stunden in borhaltiges künstliches Seewasser gelegt und anschliessend nach gründlichem Waschen in bor-freiem künstlichem Seewasser in diesem weiterkultiviert. Die Versuchsdauer wird von der Übertragung der Sporen in die borhaltige Lösung abgerechnet.

Versuch 26

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 1.11. - 11.11. t: 15)

Zahl der gebildeten Zellen in:

Kontr. nach (Tagen)	künstl. Seew. (Stamml. + N + P + Mn) <u>ohne Bor</u>								künstl. Seew. (Stamml. + N + P + Mn)	
	nach Vorbehandlung mit Bor während:								<u>Mit Bor</u>	
	0 min		20 min		28 Std.		48 Std.			
	Zellz.	%	Zellz.	%	Zellz.	%	Zellz.	%	Zellz.	%
6	7,2	100	3,5	118	3,8	122	8,5	118	11,8	164
10	17,9	100	21,1	118	22,5	125	27,9	156	34,4	192

Nach 6 Kulturtagen zeigt sich, daß die Borbehandlung von 20 Minuten wie auch 28 und 48 Stunden zu gleichstarken Wachstum Anlass gibt. Die bor-freie Lösung dagegen weist Fäden mit niedrigeren Zellzahlen auf. Es muss also bereits in den ersten 20 Minuten soviel Bor aufgenommen sein, daß diese Pflanzen den länger behandelten in ihrem Wachstum nicht nachstehen. — Auf diese auffallende Eigenschaft des Bors, rasch in die Zelle aufgenommen zu werden, weisen auch MAIER (1938) nach Versuchen an Blütenpflanzen, sowie MACKE (1939) auf Grund von Plasmolyseversuchen an *Helodea* hin. Ebenso lässt sich der sofortige Anstieg der Assimilation nach Borbehandlung bei *Ulva lactuca* (SUNESON, 1945) nur durch eine schnelle Boreinwanderung erklären. — Nach weiteren 4 Kulturtagen werden in den Lösungen, die am kürzesten mit Bor behandelt wurden (20 Minuten, 28 Stunden), wieder die gleichen prozentualen Werte gegenüber der bor-freien Kontrolle registriert. Es ist also das Wachstum in den drei Lösungen relativ im gleichen Verhältnis wie bisher vor sich gegangen. Zur Erklärung dieser Tatsache kann man annehmen, daß entweder das im Anfang aufgenommene Bor in- zwischen wieder aus den Pflanzen in ^{die} bor-freie Kulturlösung hinausdiffundiert ist, oder aber, daß es in irgend einer Form in den Zellen festgelegt wurde, in der es für weitere Wachstumsanregungen inaktiv ist. Für diese letzte Möglichkeit spricht die schon vorher erwähnte Beobachtung, dass Algen Bor gegen das Konzentrationsgefälle zu speichern vermögen. Da die Fäden, die zwei Tage in der borhaltigen Lösung verblieben, aber auch innerhalb der letzten 4 Kulturtage noch in ihrem Wachstum gegenüber der bor-freien Kontrolle beschleunigt wurden, ist anzunehmen, daß diese im Anfang soviel Bor aufgenommen hatten, daß noch nach 10 Tagen ein Teil in reaktionsfähiger Form disponibel war. In keiner der drei kurzfristig mit Bor behandelten Kulturen wurde aber eine ebenso starke Wachstumsförderung wie in der ständig in Borlösung gezogenen Serie erhalten.

Nach diesen Versuchen scheint es gerechtfertigt, Bor nicht nur als Stimulator, sondern als unbedingt notwendiges Spurenelement für die Algen zu charakterisieren, da es den Pflanzen ständig neu geboten werden muss, um ein anhaltendes gutes Wachstum zu erzielen.

2) Mangan

Aus der Tatsache, daß Mangan unter Anwendung der biologischen Analyse (vergl. Seite 8) wiederholt als Wachstumsbegrenzender Faktor nachgewiesen werden konnte (HARVEY, 1944; H. KYLIN, 1946), geht hervor, daß dieses Spurenelement für die Entwicklung der Pflanzen von Bedeutung ist. Es wurde daher sein Einfluss auf das Wachstum von *Bangia pumila* (Versuch 27) und *Ulothrix implexa* (Versuch 28) untersucht. Mangan wurde als $\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$ in Konzentrationen von $2,8 \cdot 10^{-1}$ bis $2,8 \cdot 10^{-4} \text{ g Mn/l}$ der Stammlösung des künstlichen Seewassers zugegeben, die in diesen Versuchen ausser Stickstoff ($0,1 \text{ g NaNO}_3/\text{l}$) und Phosphat ($0,02 \text{ g Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12 \text{ H}_2\text{O}/\text{l}$) auch ein Zusatz von Bor ($1,8 \cdot 10^{-3} \text{ g B/l}$) erhielt.

Versuch 27

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 22.3. - 7.4. t° : 13)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in künstl. Seew. (+N+P+B) mit Manganzusatz (g Mn/l)				
	$2,8 \cdot 10^{-1}$	$2,8 \cdot 10^{-2}$	$2,8 \cdot 10^{-3}$	$2,8 \cdot 10^{-4}$	—
4	6	6	7	5	5
8	9	11	13	12	10
11	15	20	22	22	13
16	20	29	30	33	24

Versuch 28

Ulothrix implexa

(Versuchsdauer: 18.3. - 30.3. t° : 16)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in künstl. Seew. (+N+P+B) mit Manganzusatz (g Mn/l)				
	$2,8 \cdot 10^{-1}$	$2,8 \cdot 10^{-2}$	$2,8 \cdot 10^{-3}$	$2,8 \cdot 10^{-4}$	—
4	9	11	11	12	10
7	17	24	25	27	22
9	44	30	32	35	62
12	310+)	340+)	380+)	380+)	330

Aus den Versuchen ergibt sich für beide Algen eindeutig, daß auch Mangan zu den für das Wachstum unbedingt notwendigen Elementen gehört. Während die Entwicklung der Keimlinge in der höchsten der untersuchten Mangankonzentrationen gehemmt wird, macht sich mit fortschreitender Verminderung der Mangannmenge eine Wachstumsbeschleunigung bemerkbar. Das günstigste Wachstum wird bei $2,8 \cdot 10^{-4}$ g Mn/l erzielt. Bei einer weiteren Abnahme tritt wieder eine geringere Förderung ein, wie sich bei einigen hier nicht mitgeteilten Versuchen ergab. Die optimale Konzentration liegt also für *Bangia* bei $2,8 \cdot 10^{-4}$ g Mn/l, während bei *Ulothrix* auch die nächst höhere Manganzugabe eine gleichstarke Zellvermehrung bewirkt. Allerdings scheint nach Versuch 28 der Vorsprung der *Ulothrix*fäden mit Manganbehandlung von $2,8 \cdot 10^{-3}$ und $2,8 \cdot 10^{-4}$ g Mn/l gegenüber der manganfreien Kontrolle bei der letzten Durchsicht nach 12 Kulturtagen nicht sehr erheblich zu sein, doch muss darauf hingewiesen werden, daß in den manganhaltigen Lösungen die Fäden bereits sporuliert hatten und daher im Wachstum etwas zurückbleiben mussten.

Diese Befunde bestätigen die Ergebnisse A. KYLINS (1943) an *Ulva lactuca*. A. KYLIN benutzt Mangansulfat und bestimmt die optimale Konzentration zu $2,5 \cdot 10^{-3}$ bzw. 10^{-4} g Mn/l. LEVRING (1945a) arbeitet in künstlichem Seewasser mit der gleichen Konzentration ($2,5 \cdot 10^{-4}$ g Mn/l), erhält aber bei Mangangegenwart und zusätzlicher Zugabe von Bor und Eisen bei der anscheinend anspruchsvollen *Ulva lactuca* nur ein geringes Wachstum, während *Ulva linza* deutlich in ihrer Entwicklung gefördert wird. Andere Konzentrationen werden von diesem Autor nicht angegeben.

Eine wachstumsfördernde Wirkung des Mangans ist für die verschiedensten Organismen nachgewiesen worden. Bei höheren Pflanzen sind allerdings die Ergebnisse wenig einheitlich (man vergleiche die eingehenden Darstellungen von SCHARRER, 1944). Der Grund muss wahrscheinlich in den verschiedenen Bodenverhältnissen der angewandten Düngung, dem Vorhandensein anderer Ionen und vor allem in der wechselnden Bodenazidität, die bei den Untersuchungen der verschiedenen Forscher vorlagen, gesucht werden. Wesentlich eindeutiger Ergebnisse wurden dagegen mit marinen Organismen erzielt. Diese lassen stets eine Förderung ihres Wachstums durch Manganzusatz erkennen (VON STOSCH, 1942; A. KYLIN, 1943; HARVEY, 1944;

und LEWING, 1945a). Wahrscheinlich ist diese Tatsache auf die für die Manganaufnahme günstigen P_H -Verhältnisse im Seewasser zurückzuführen, denn nach LUNDEGÅRDH (1932) wird Mangan von Landpflanzen bevorzugt im alkalischen Medium aufgenommen, weniger gut im sauren Bereich und erschwert im Gebiet von P_H 6,5 - 7,5. Das Meerwasser weist im allgemeinen ein P_H auf, das höher als dieser kritische Bereich liegt.

Über die Wirkungsweise des Mangans im Stoffwechsel werden die verschiedensten Meinungen geäußert. Während TANG und YAO (1942) das Eingreifen des Mangans als eine reine Wachstoffsstoffwirkung ansehen, da ein mit Mangan getränkter Agarblock, der einseitig auf eine dekapitierte Avenakoleoptile aufgesetzt wird, die gleiche Reaktion wie die Auxine auslöst, wurde von anderen Autoren versucht, das Eingreifen des Mangans in bestimmte Stoffwechselprozesse nachzuweisen. So konnten, nach-dem bereits BURSTRÖM (1939) an Weizenwurzeln gefunden hatte, daß hier Mangan zur Nitratreduktion unbedingt notwendig ist, auch JONES, SHEPARDSON und PETERS (1949) zeigen, daß bei Anwesenheit von Mangan nitraternährte Pflanzen normal gedeihen, während die manganfrie gezogenen Kontrollen sich unfähig zur Nitratverarbeitung erweisen und unter Stickstoffhunger leiden. Diese Autoren führen daher die Wirkung des Mangans auch auf eine Beteiligung am Prozess der Nitratreduktion zurück.

Da es aussichtsreich erschien, diese Frage auch für die hier untersuchten Algen zu prüfen, wurde das Wachstum von Ulothrix in Seewasser mit verschiedenen Stickstoffquellen mit und ohne Manganzusatz ($2,8 \cdot 10^{-4}$ g Mn/l) untersucht. Zur Verwendung kam natürliches Seewasser (Vorratswasser) mit Phosphat (0,02g/l) oder die künstliche Stammlösung, der nach den bisherigen Erfahrungen Phosphat (0,02g/l) und Bor ($1,8 \cdot 10^{-3}$ g B/l) beigegeben wurde. Die Stickstoffkonzentration wurde so gewählt, daß jeweils eine optimale ($1,6 \cdot 10^{-2}$ g N/l als NaNO_3 und $2,6 \cdot 10^{-4}$ g N/l als NH_4Cl) und eine weniger wirksamere Menge ($1,6 \cdot 10^{-4}$ g N/l als NaNO_3 und $2,6 \cdot 10^{-2}$ g N/l als NH_4Cl) von Nitrat bzw. Ammonium vorlag.

Versuch 29

Ulothrix implexa

(Versuchsdauer: 26.2. - 9.3. t⁰: 8)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in Seew. (Vorratsw.) + P m. Zusatz von 1,6 · 10 ⁻² g N/l (NO ₃)		1,6 · 10 ⁻⁴ g N/l (NO ₃)		1,6 · 10 ⁻² g N/l (NH ₄)	
	—	+ Mn	—	+ Mn	—	+ Mn
	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %
4	6 100	7 117	5 100	6 120	4 100	6 150
7	17 100	22 129	7 100	11 157	9 100	14 155
11	45 100	70 155	22 100	25 114	15 100	30 200

2,6 · 10 ⁻⁴ g N/l (NH ₄) + Mn	
—	
Zellz. %	Zellz. %
8 100	9 112
15 100	25 167
40 100	70 175

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in k. Seew. (+P+B) mit Zusatz von 1,6 · 10 ⁻² g N/l (NO ₃)		1,6 · 10 ⁻⁴ g N/l (NO ₃)		1,6 · 10 ⁻² g N/l (NH ₄)	
	—	+ Mn	—	+ Mn	—	+ Mn
	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %
6	15 100	25 167	8 100	10 125	4 100	8 200
9	50 100	120 240	29 100	57 195	5 100	14 280
11	70 100	Sporen -	40 100	90 225	5 100	20 400

2,6 · 10 ⁻⁴ g N/l (NH ₄) + Mn	
—	
Zellz. %	Zellz. %
14 100	17 123
40 100	80 200
90 100	- -

Versuch 29

Ulothrix implexa

(Versuchsdauer: 26.2. - 9.3. t°: 8)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in Seew. (Vorratssw.) + P n. Zusatz von $1,6 \cdot 10^{-2} \text{ g N/l (NO}_3\text{)}$		$1,6 \cdot 10^{-4} \text{ g N/l (NO}_3\text{)}$		$1,6 \cdot 10^{-2} \text{ g N/l (NH}_4\text{)}$	
	—	+ Mn	—	+ Mn	—	+ Mn
	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %
4	6 100	7 117	5 100	6 120	4 100	6 150
7	17 100	22 129	7 100	11 157	9 100	14 155
11	45 100	70 155	22 100	25 114	15 100	30 200

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in k. Seew. (+P+B) mit Zusatz von $1,6 \cdot 10^{-2} \text{ g N/l (NO}_3\text{)}$		$1,6 \cdot 10^{-4} \text{ g N/l (NO}_3\text{)}$		$1,6 \cdot 10^{-2} \text{ g N/l (NH}_4\text{)}$	
	—	+ Mn	—	+ Mn	—	+ Mn
	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %	Zellz. %
6	15 100	25 167	8 100	10 125	4 100	8 200
9	50 100	120 240	29 100	57 195	5 100	14 280
11	70 100	Sporen -	40 100	90 225	5 100	20 400

Man sieht, daß in jedem Falle, sowohl bei Anwesenheit von Nitrat- als auch Ammonium-Ionen eine Förderung des Wachstums durch Manganzusatz eintritt, die sich mit fortchreitender Entwicklung fast ausnahmslos verstärkt. Diese Versuche sprechen also nicht dafür, daß das Manganon bei der Nitratreduktion eine wesentliche Rolle spielt. Vielmehr zeigen die prozentualen Werte, daß die Förderung, die durch Manganzusatz bewirkt wird, in den Ammoniumkulturen viel größer ist, als in den Nitratserien. Auch ist auffallend, daß in den Kulturen mit hohem Ammoniumgehalt, der ohne Mangan Gegenwart schädigend wirkt, bei Anwesenheit von Mangan die Sporen doch zu kleiner, wenngleich nicht ganz normal ausschenden Fäden auswachsen.

Der Versuch wurde an *Bangia pumila* auch auf Harnstoff ausgedehnt. Die Stickstoffquellen kamen in folgenden Konzentrationen zur Verwendung: Harnstoff: $5 \cdot 10^{-3}$ g N/l, NH_4Cl : $2,6 \cdot 10^{-4}$ g N/l, NaNO_3 : $1,6 \cdot 10^{-2}$ g N/l. Mangan wurde wie üblich in einer Konzentration von $2,8 \cdot 10^{-4}$ g Mn/l zugegeben.

Versuch 30

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 31.8. - 15.9. t° : 18)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in künstl. Seew. (+P+B)					
	$1,6 \cdot 10^{-2}$ g N/l (NO_3)		$2,6 \cdot 10^{-4}$ g N/l (NH_4)		$5 \cdot 10^{-3}$ g N/l ($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$)	
	—	+ Mn	—	+ Mn	—	+ Mn
5	4,0	4,6	4,1	5,0	4,8	5,9
7	5,2	8,1	5,4	8,6	8,3	10,3
12	16,8	18,9 ^{an?}	13,1	23,2 ^{an?}	16,2	29,4 ^{an?}
15	20,7	36,6	24,0	42,3	32,4	58,6

Bei *Bangia* findet man ebenfalls bestätigt, daß auf Manganzusatz eine Wachstumssteigerung erfolgt, unabhängig davon, welche Stickstoffquelle im Seewasser vorhanden ist. Auch hier ist die Förderung in der nitrathaltigen Kultur geringer als in der Ammonium- oder Harnstoffserie.

Da dieses Ergebnis im Widerspruch mit den Befunden NOACK und PIRSONS (1939) sowie ALBERT-BINTERTS (1941) an heterotroph ernährten *Chlorella*-Zellen, wie ^{auß} A. KYLIAS (1943) (1945) an *Ulva lactuca* steht, die bei Gegenwart von Mangan nur in den Nitratkulturen eine gesteigerte Ausnützung zeigen, wurden die Versuche mit *Enteromorpha intestinalis* wiederholt.

Versuch 31

Enteromorpha intestinalis

(Versuchsdauer: 11.9. - 23.9. t° : 16)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in K. Seew. (+P+B)			
	$1,6 \cdot 10^{-2}$ g N/l (NO_3)		$2,6 \cdot 10^{-4}$ g N/l (NH_4)	
	—	+ Mn	—	+ Mn
7	5,0	7,7	5,3	8,4
11	16,6	29,4 ^{an?}	17,4	24,9 ^{an?}

Das Resultat war auch hier wieder das gleiche wie bei *Ulothrix* und *Bangia*. Im Gegensatz zu den Befunden der oben genannten Autoren wird auch bei *Enteromorpha* sowohl die Nitrat- als auch die ammonium-ernährte Kultur durch Manganzusatz gefördert. Man könnte daran denken, die Ursache für diese Diskrepanz darin zu suchen, daß die Versuche von A. KYLIN in natürlichem Seewasser durchgeführt wurden, doch konnten wir an *Ulothrix* auch in natürlichen ebenso wie im künstlichen Seewasser eine Förderung der Entwicklung in den Ammoniumkulturen durch Manganzusatz nachweisen. Da wir andere methodische Unterschiede in den Versuchen A. KYLINS gegenüber unseren nicht finden können, kann vorläufig nur festgestellt werden, daß *Ulva lactuca*, die auch bereits als besonders anspruchsvoll auffiel, sich anders als *Bangia*, *Ulothrix* und *Enteromorpha* hinsichtlich der Manganwirkung verhält. Nach unseren Ergebnissen liegt für diese Algen kein Grund für die Annahme vor, daß das Mangan bei der Nitratreduktion eine Rolle spielt. Wir stehen damit in Übereinstimmung mit HARVEYS (1944) Ergebnissen an marinen Diatomeen, wie auch den Befunden von ALGEUS (1945) an *Scenedesmus*, die ebenfalls ebensowenig einen Einfluss des Mangans auf die Nitratreduktion nachweisen können. Auch FRIEDRICHSEN (1944) kann an Landpflanzen die BURSTRÖM-schen Auffassung nicht bestätigen.

In ganz anderer Weise haben PIRSON (1937), BUNATSCH (1942) und PIRSON und WILHELM (1950) die Manganwirkung zu klären versucht. Die Autoren erzielten an *Clorella* (PIRSON 1937; PIRSON und WILHELM 1950), sowie an Getreidepflanzen (BUNATSCH 1942) eine Assimilationssteigerung durch Manganzusatz, während LUNDEGÅRDH (1939) bei höheren Pflanzen eine vermehrte Atmung feststellte. Assimilations- und Atmungsversuche an Algen, die wieder an *Furcellaria* durchgeführt wurden, brachten jedoch keine eindeutigen Ergebnisse. In der Mehrzahl der Fälle trat zwar eine Steigerung der Assimilation bei Manganzusatz ein, doch konnten die negativen Ausfälle in keiner Weise erklärt werden, so daß von einer Mittelung abgesehen wird.

3) Eisen.

Eines der für die pflanzliche Entwicklung wichtigsten Spurenelemente ist das Eisen. Seine Bedeutung liegt nicht allein in der Tatsache, daß es als Baustoff in den Atmungsfermenten auftritt, sondern auch darin, daß es als Wirkstoff die Chlorophyllbildung ermöglicht.

Für die Entwicklung der Pflanzen hat es sich dadurch als unbedingt notwendig erwiesen. Für grüne Meeresalgen wurde dafür der einwandfreie Nachweis in Versuchen mit künstlichem Seewasser durch LEVING (1945a) erbracht, nachdem schon H. KYLIN (1941, 1944, 1946); SUNDSON (1942) und A. KYLIN (1943) seine grosse Bedeutung gezeigt hatten.

Wir verwendeten in unseren Versuchen $\text{FeSO}_4 \cdot 7 \cdot \text{H}_2\text{O}$. Es wurde in Konzentrationen von $5 \cdot 10^{-3}$ - $5 \cdot 10^{-5}$ g Fe/l der Stammlösung des künstlichen Seewassers zugegeben und die Wirkung an *Bangia pumila* untersucht.

Versuch 32

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 12.10. - 23.10. t°: 18)

Kontr. Zahl der gebildeten Zellen in künstlichem Seewasser.
nach (Stammlösung +N+P+B+Mn mit Zusatz von Fe g/l)

(Tagen)	$5 \cdot 10^{-3}$	$5 \cdot 10^{-4}$	$5 \cdot 10^{-5}$	—
4	7,7	7,6	6,5	6,7
8	23,3	25,5	24,4	19,9
11	49,2 (108%)	54,4 (120%)	56,6 (125%)	45,4 (100%)

Der Versuch zeigt, daß das Wachstum der Keimlinge in den Konzentrationen von $5 \cdot 10^{-4}$ und $5 \cdot 10^{-5}$ g Fe/l eindeutig gefördert wird, während in einer Konzentration von $5 \cdot 10^{-3}$ g Fe/l nur ein unwesentlicher Unterschied gegenüber der eisenfreien Kontrolle zu bemerken ist.

Die Wirkung des Eisens wurde in den Versuchen in manganhaltiger Lösung untersucht. Da wiederholt festgestellt wurde (vergl. SCHARNER 1944), daß eine unter Eisenmangel auftretende Wachstums- hemmung durch Manganzusatz beseitigt werden kann, bestand die Möglichkeit, daß in Versuch 32 nicht die reine Eisenwirkung erfasst wurde. Es wurde deshalb in Versuch 33 der Einfluss der Fe-Konzentration von $5 \cdot 10^{-4}$ g Fe/l in manganfreier und manganhaltiger Lösung untersucht.

Versuch 33

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 12.10. - 23.10. t°: 18)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in künstlichem Seewasser. (Stammlösung +N+P+B) mit Zusatz von		
	5·10 ⁻⁴ g Fe/l	5·10 ⁻⁴ g Fe/l 2,8·10 ⁻⁴ g Mn/l	—
4	6,4	7,0	5,1
8	20,2	24,6	14,4
11	38,4 (122%)	54,5 (173%)	31,5 (100%)

Der Eisenzusatz führt in der manganfreien Lösung zu der gleichen prozentualen Steigerung des Wachstums wie in der manganhaltigen Lösung von Versuch 32. Die absoluten Zellzahlen bleiben aber in den Lösungen ohne Mangan deutlich zurück im Vergleich zu den analogen manganhaltigen von Versuch 32. Erst bei Manganzusatz stimmen die Ergebnisse der beiden Serien in den Zellzahlen etwa überein, Daß dann der prozentuale Wert von 173% gegenüber dem Wert von 120% in der entsprechenden Lösung von Versuch 32 viel zu hoch erscheint, ist ohne weiteres verständlich, da Versuch 33 auf das Wachstum der manganfreien, Versuch 32 der manganhaltigen Kontrolle bezogen ist.

In anderen Versuchsreihen stimmten allerdings die Ergebnisse hinsichtlich der Höhe der fördernden Konzentration durchaus nicht immer überein. Die Ursache dafür ist in erster Linie darin zu suchen, daß Eisensalze im Seewasser ausserordentlich instabil sind, da Eisenverbindungen besonders im alkalischen Medium Hydrolyse zeigen, die zum Ausflocken kolloidalen oder grobdispersen Eisenhydroxyds führt.

Nach WATTEMBERG (1942) können aus theoretischen Gründen bei einem P_H von 8,0 und vollständiger Sauerstoffsättigung nur 4·10⁻⁷ g Fe/m³ d.h. 4·10⁻¹⁰ g Fe/l ional gelöst vorliegen, doch wird sicherlich ein Teil des Eisens im Meer durch organische Bestandteile (HARVEY 1937b) oder möglicherweise auch Fluor (WATTEMBERG 1942) komplex gebunden und somit vor dem Ausfallen geschützt. In unseren Versuchen mit künstlichem Seewasser dürfte der letzte

Anteil allerdings kaum wesentlich ins Gewicht fallen. Da die in den Versuchen angewandten Konzentrationen ($5 \cdot 10^{-3}$ - $5 \cdot 10^{-5}$ g Fe/l) sehr erheblich höher als die theoretisch möglichen liegen, muss man annehmen, daß der grösste Teil des angebotenen Eisens mindestens nach einiger Zeit in gefällter Form vorliegt.⁺⁾ Der wirklich echt gelöste Teil des angebotenen Eisens lässt sich aber nicht bestimmen, so daß alle Angaben über die Eisenkonzentrationen nichts Eindeutiges über den wahren Gehalt aussagen.⁺⁺⁾ Eine eindeutige Klärung des Zusammenhanges zwischen Eisenkonzentration und Wachstumswirkung erscheint daher kaum möglich,

Die Frage, ob auch kolloidales Eisen direkt von den Pflanzen ausgenützt werden kann, ist wiederholt aufgeworfen worden. Während HARVEY (1937a) für Diatomeen diese Möglichkeit gegeben sieht, unter der Annahme, daß nach aussen hin gerichtete Carboxylgruppen der Plasmalipide günstige P_H -Bedingungen für die Eisenaufnahme schaffen, kommt RODHE (1948) an Scenedesmus zu dem Ergebnis, daß diese Alge ihren Eisenbedarf nur aus dem löslichen Anteil decken kann. Auch SUMNERSON (1942) sieht die Erklärung für seine abweichenden Ergebnisse an Ulva und Enteromorpha zu den in sonst gleicher Weise von H. KYLIN (1941) durchgeführten Versuchen darin, daß die in den beiden Fällen benutzten Eisenzitratpräparate nicht gleichwertig waren und so in seiner Nährlösung infolge stärkerer Hydrolyse geringere Mengen an reaktionsfähigem Eisen zur Verfügung standen. Wenn ferner A. KYLIN (1943) bei der Ermittlung der optimalen Eisenkonzentration für Ulva lactuca zu dem Ergebnis kommt, daß kaum ein Unterschied auftritt, ob 10^{-5} oder 10^{-1} g Fe-Zitrat/l dem natürlichen Seewasser zugesetzt wurden, so spricht auch das dafür, daß die absolute Eisenmenge keine Rolle spielt, sondern die volle Eisenwirkung bereits in einer Konzentration, die schon bei 10^{-5} g/l Fe-Zitrat vorhanden ist, eintritt. Höhere Eisengaben erscheinen daher gar nicht notwendig. Sie sind aber nicht schädigend, da sie, wie KYLIN angibt, durch Ausfällen inaktiviert werden. Da auch bei Bangia sich die Wirkungen in den Eisenkonzentrationen kaum voneinander unterscheiden, ist anzunehmen, daß die

⁺⁾ Da sich die theoretisch zu fordernden Gleichgewichte im Seewasser jedoch nicht sofort einstellen, wird der kolloidale Zustand erst allmählich auftreten.

⁺⁺⁾ Die schwedischen Autoren haben diese Schwierigkeit durch Verwendung des stabileren Fe-Zitrats zu umgehen versucht. Leider war es uns nicht möglich, dieses Salz zu beschaffen oder in genügend reiner Form darzustellen.

von HARVEY (1937a) für Diatomeen ausgesprochene Annahme, für diese Kotalge ebensowenig wie für die genannten Grünalgen zutreffen dürfte.

Das Vorhandensein kolloidalen Eisens kann aber auch indirekt für das Gedeihen der Kulturen von Bedeutung sein. Es wird sich ein Gleichgewicht zwischen dem ionalen und dem kolloidalen Eisen einstellen. Eine Abnahme der ionalen Komponente beim Verbrauch durch die Organismen wird dann aber entsprechend dem Löslichkeitsprodukt stets ausgeglichen werden können. Die den Pflanzen während der Versuchsdauer zur Verfügung stehende assimilierbare Eisenmenge wird daher bei Gegenwart kolloidalen Eisens stets grösser sein, als in einer Eisenlösung gleichen ionalen Anfangsgehaltes.

Schliesslich muss noch auf eine letzte Fehlerquelle hingewiesen werden, die die genaue Kenntnis der Eisenwerte erschwert. Trotz ausschliesslicher Benutzung von Chemikalien pro analysi werden stets Eisenverunreinigungen in die Lösung mit hereingebracht. Die Garantiescheine der vorhandenen Substanzen geben z.B. für NaCl, als grössten Bestandteil des künstlichen Seewassers, einen maximalen Eisengehalt von 0,0003g Fe % an. Das bedeutet, daß bei der Bereitung des künstlichen Seewassers im günstigsten Falle $11,6 \cdot 0,0003 / 100 = 3,48 \cdot 10^{-5}$ g Fe/l als unvermeidliche Beimengung auftreten können. Daß tatsächlich diese Höchstgrenze stets erreicht wurde, ist nicht wahrscheinlich.

4) Die übrigen Spurenelemente

Neben den bisher betrachteten Spurenstoffen sind auch noch eine Anzahl weiterer Elemente bekannt, die sich teils allgemein im Ernährungsstoffwechsel der Organismen als notwendig herausgestellt haben (z.B. Zink, Kupfer), teils aber auch nur für bestimmte Pflanzengruppen als bedeutsam erkannt wurden. (z.B. Molybdän, Aluminium) Neben Zink, Kupfer, Molybdän und Aluminium wurden unsere Untersuchungen auch auf einige weitere Spurenelemente, wie Lithium, Jod und Fluor ausgedehnt, da sich diese Elemente, wie etwa das Lithium, bereits bei tierischen Entwicklungsstudien als einflussreich herausgestellt hatten (vergl. LEHMANN, 1945), teils wie Jod oft in erheblichen Mengen von den Algen gespeichert werden (vergl. H. NYLIN, 1929).

Nach KALLE (1945) liegen diese Spurenelemente im natürlichen Seewasser in folgenden Konzentrationen vor:

Element	g/l
Fluor	$1,4 \cdot 10^{-3}$
Aluminium	$1,2 \cdot 10^{-4}$
Lithium	$7 \cdot 10^{-5}$
Jod	$5 \cdot 10^{-5}$
Zink	$5 \cdot 10^{-6}$
Kupfer	$5 \cdot 10^{-6}$
Molybdän	$7 \cdot 10^{-7}$

Um festzustellen, ob diese in der Natur vorkommenden Mengen (im folgenden als natürliche Konzentration bezeichnet) auch physiologische Auswirkungen auf das Wachstum zeigen, wurde nach einigen Vorversuchen über die Wirkung der natürlichen Konzentration jedes Element in um Zehnerpotenzen abgestuften Lösungen, teil in fallenden oder steigenden Reihen an die natürliche Konzentration anschließend, teils sich um diese scharend, geprüft. Hierbei erfolgte der Zusatz bei Li und Al als Chlorid, bei Zn und Cu als Sulfat. J kam als Kaliumsalz zur Verwendung und als Mo- und F-Quellen dienten Ammoniummolybdat und Natriumfluorid. Die Stoffe wurden einzeln der Stammlösung des künstlichen Seewassers (+N+P+B+Mn) zugegeben.

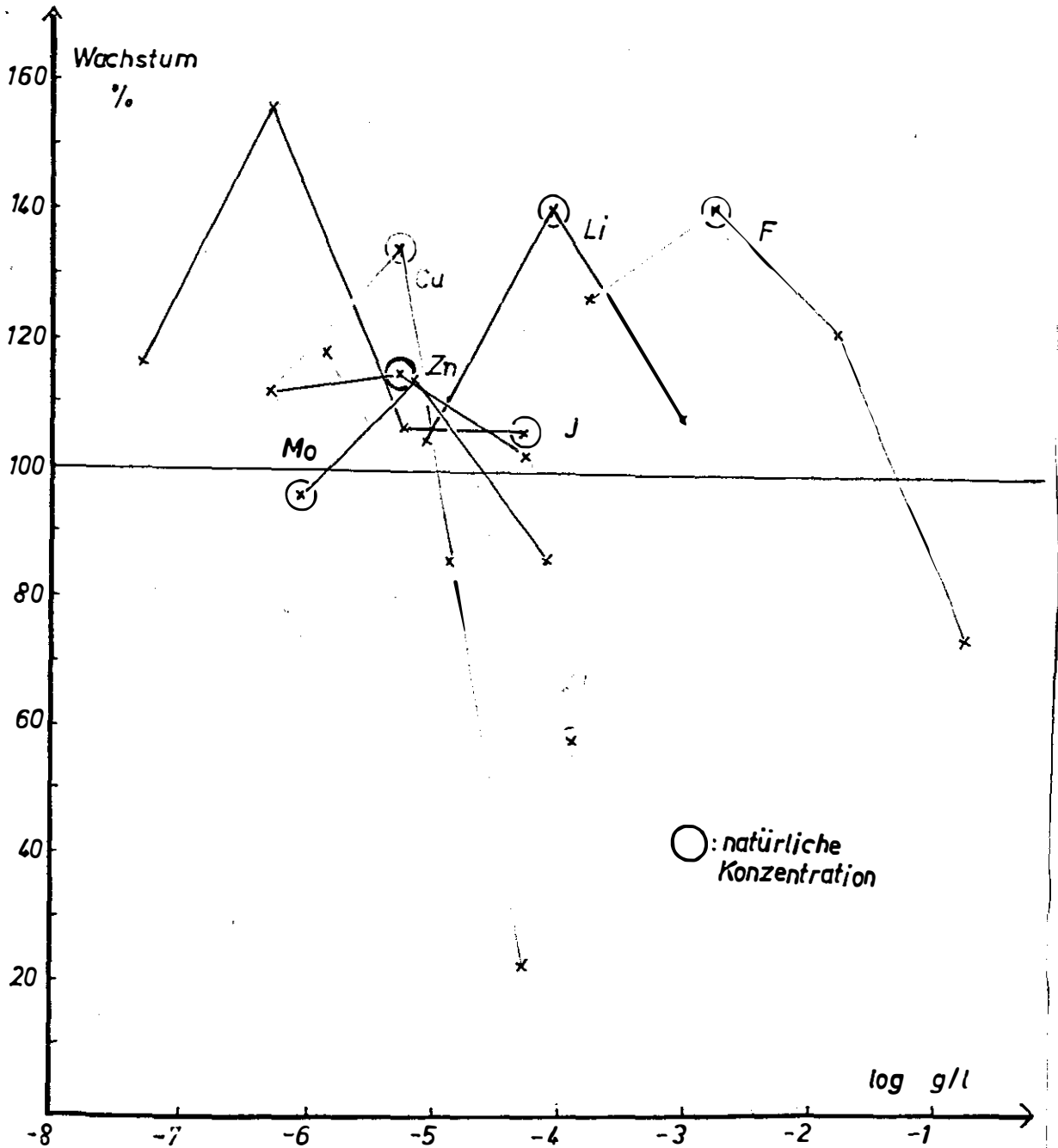
Versuch 43-40
Bangia pumila

Kulturdauer t°	28.10.-8. 11.	31.8.-11.9.	22.4.-2.5.	22.4.-2.5.	10.7
	14	18	15	15	
Zahl der gebildeten Zellen in künstl. Seewasser (+N+P+B+Mn) bei Zusatz von:					
x	F ($1,4 \cdot x$)	Al ($1,2 \cdot x$)	Li ($7 \cdot x$)	J ($5 \cdot x$)	
künstl. Seew.	11,3	29,5	16,9	16,9	
10^{-8} g/l					
10^{-7} "				26,4	
10^{-6} "			17,7	18,0	
10^{-5} "		35,0	24,0	18,0	
10^{-4} "		25,3			
10^{-3} "	14,4	17,2	18,4		
10^{-2} "	16,1				
10^{-1} "	13,9				
	8,4				

Kulturdauer t°	28.10.-8.11.	31.8.-11.9.	22.4.-2.5.	22.4.-2.5.	10.7.-18.7.	1.4.-12.4.	1.4.-12.4.	10.7.-18.7.
	14	18	15	15	19	13	13	19
Zahl der gebildeten Zellen in künstl. Seewasser (+N+P+B+M _n) bei Zusatz von:								
x	F (1,4 · x)	Al (1,2 · x)	Li (7 · x)	J (5 · x)	J (5 · x)	Zn (5 · x)	Cu (5 · x)	Mo (7 · x)
künstl. Seew.	11,3	29,5	16,9	16,9	30,2	17,0	17,0	28,2
10^{-8} gN/l								
10^{-7} "				26,4	35,4			
10^{-6} "				18,0	47,8	19,1	19,1	27,3
10^{-5} "		35,0	17,7	28,0	29,8	19,7	23,0	32,6
10^{-4} "		25,3	24,0			17,5	4,0	24,2
10^{-3} "	14,4	17,2	18,4					
10^{-2} "	16,1							
10^{-1} "	13,9							
"	8,4							

Da die Versuche mit den einzelnen Spurenelementen zu verschiedenen Zeiten durchgeführt werden mussten, sind diese Ergebnisse nicht direkt miteinander vergleichbar.

Figur 2



Wachstum von *Bangia purula* nach 10 (Jod, Aluminium, Lithium),
nach 11 (Kupfer, Zink, Fluor) bzw. 8 (Molybdän) Tagen.

Es wurden daher für jede Versuchsserie die Prozentwerte zu den Ergebnissen der entsprechenden Kontrolle berechnet. Diese sind in Figur 2 auf der Ordinate, die Konzentrationen der Spurenelemente als Logarithmen auf der Abszisse aufgetragen. Aus den Kurven geht hervor, daß alle untersuchten Elemente in bestimmten Konzentrationsbereichen einen stimulierenden Einfluss auf das Wachstum der Algenkeimlinge ausüben. Sie lassen sich nach der Stellung der natürlichen Konzentration in der Wirkungsreihe der untersuchten Konzentrationen dabei in drei Gruppen einteilen.

- 1) Die natürliche Konzentration bietet die optimalen Bedingungen
höhere und auch niedrigere Konzentrationen wirken weniger
günstig: Zn, Cu, Li, F
- 2) Höhere als die natürliche Konzentration erweisen sich z.T.
als günstiger: Mo
- 3) Niedrigere Konzentrationen als die natürliche fördern das
Wachstum: Al, J.

Zur ersten der drei aufgestellten Gruppen gehören Zink, Kupfer, Lithium und Fluor. Bei allen vier Elementen erfolgt ein Abfall ~~der Kurvenverläufe~~ von der optimalen (= natürlichen) ~~zu~~, sowohl ^{zu} der niedrigeren als auch der höheren Konzentration. Bei Lithium ist dieser nach beiden Richtungen hin fast gleich stark; $7 \cdot 10^{-4}$ und $7 \cdot 10^{-6}$ g Li/l wirken aber beide noch gegenüber der Kontrolle schwach stimulierend. Sehr ausgeprägt ist die **stark** hemmende Wirkung hoher Kupferkonzentrationen ($5 \cdot 10^{-5}$ g Cu/l). Die Pflanzen erreichen höchstens das 4-Zellenstadium, ohne sich dann weiter zu entwickeln. Sie sterben aber bei dieser Kupferdosierung noch nicht ab. Auch A. KYLIN (1943) kommt an *Ulva lactuca* zu der Feststellung, daß der Kupfergehalt des natürlichen Seewassers für die normale Entwicklung der Keimlinge ausreichend ist, da ein weiterer Zusatz von $2,5 \cdot 10^{-6}$ g Cu/l zu den natürlichen Kupfergehalt keine weitere Förderung mehr bewirkt, während auch bei $2,5 \cdot 10^{-5}$ g Cu/l eine Hemmung des Wachstums eintritt.

BOWLING (1945a) wendet, auf Kupfer berechnet⁴⁾, in seiner künstlichen Seewasserlösung die Konzentration von $2,5 \cdot 10^{-7}$ g Cu/l an, eine Menge, die sich an unseren Objekten schon nicht mehr als

⁴⁾ wir nehmen dabei für sein Kupfersulfat einen Kristallwasser-
gehalt von $5 \cdot \text{H}_2\text{O}$, wie bei den Präparaten KYLINS, an.

optimal erweist.

Bei Zink prägt sich das Optimum bei der natürlichen Konzentration weniger scharf aus, so daß diese eben^{so} wie auch die um eine Zehnerpotenz höhere und auch niedere Konzentration nur noch schwach stimulierend gegenüber der zinkfreien Kontrolle wirkt. A. NYLIN (1943) bestimmt für *Ulva lactuca* das Optimum mit $2,3 \cdot 10^{-5}$ g Zn/l etwas höher als wir es bei *Bangia* ermittelten.

Ganz ähnlich, nur stärker stimulierend als Zink, verhält sich Fluor, dessen Optimum bei $1,4 \cdot 10^{-3}$ g F/l gefunden wurde. Die höchste der untersuchten Konzentrationen ($1,4 \cdot 10^{-1}$ g F/l) wird von den *Bangia*-Keimlingen nicht mehr gut vertragen.

Die zweite Gruppe wird von Molybdän gebildet, dem sich das schon besprochene Eisen anschliesst. Bei beiden liegt die optimale Konzentration höher als die natürliche. Molybdän weist allerdings in unseren Versuchen eine nicht sehr starke stimulierende Wirkung auf, wenn seine Konzentration über den natürlichen Gehalt des Seewassers auf $7 \cdot 10^{-6}$ g Mo/l erhöht wird. Eine weitere Steigerung des Zusatzes zeigt dann bei $7 \cdot 10^{-5}$ g Mo/l bereits gegenüber der molybdänfreien Kontrolle eine Depression des Wachstums. Die Untersuchungen von PETERS (1948) führen an *Enteromorpha intestinalis* zu einem etwas anderen Ergebnis. Zwar ist auch hier die natürliche Konzentration des Seewassers fast ohne Einfluss auf das Wachstum. Eine Konzentrationssteigerung auf $5 \cdot 10^{-6}$ g Mo/l führt dann aber zu einer ganz erheblichen Steigerung des Wachstums, die, allerdings etwas abgeschwächt, bis zu einem Gehalt von $5 \cdot 10^{-4}$ g Mo/l beibehalten wird.

Zu der dritten der angeführten Gruppen gehören Jod und Aluminium. Die Jodversuche zeigen in der natürlichen und der nächst niedrigeren Konzentration ($5 \cdot 10^{-5}$ und $5 \cdot 10^{-6}$ g J/l) eine minimale Förderung gegenüber der Kontrolle. Eine noch weitere Herabsetzung des Jodgehaltes ($5 \cdot 10^{-7}$ g J/l) führt dann aber zu einer erheblichen Verbesserung der Wachstumsleistung, die ebenfalls, wenn auch in schwächerem Ausmasse, in der nächst niedrigeren Lösung ($5 \cdot 10^{-8}$ g J/l) beobachtet wird. Auch LEVING (1945a) beschreibt bei *Ulva lactuca* in künstlichem Seewasser eine geringe Stimulation des Wachstums bei Jodzugabe. Da LEVING aber nur in einer Konzentration von $1,5 \cdot 10^{-3}$ g J/l arbeitet, untersuchten wir bei der Grünalge *Enteromorpha intestinalis* die Konzentrationsstufe, die sich bei *Bangia*

als stimulierend herausgestellt hatte. ($5 \cdot 10^{-7}$ g J/l)

Versuch 41

Enteromorpha intestinalis

(Versuchsdauer: 11.9. - 22.9. t^0 : 16)

Zahl der gebildeten Zellen in künstlichem Seewasser (+N.P.B.M.)

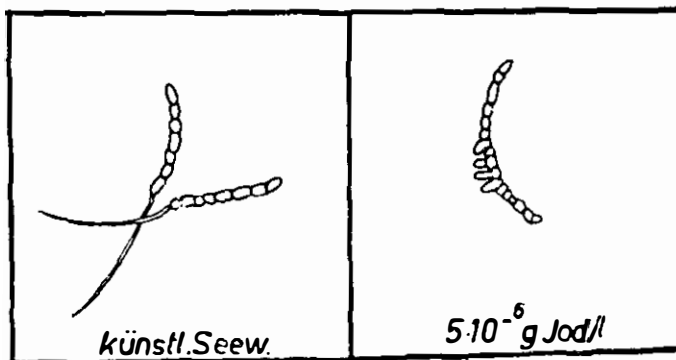
Kontrolle nach (Tagen)	mit Jodzusatz + $5 \cdot 10^{-7}$ g J/l	—
7	8,8	7,4
11	36,7	34,2

Man sieht, daß auch hier nur ein ganz unwesentlicher Einfluss, ähnlich den Befunden LEVINGS auftritt. Bei der Braunalge Phyllitis fascia dagegen führt eine Zugabe von $5 \cdot 10^{-6}$ g J/l zu einer Verbesserung des Wachstums, wie die Abbildung des Versuchs 42 wiedergibt.

Versuch 42

Phyllitis fascia

(Versuchsdauer: 12.4. - 21.4. t^0 : 15)



Ob für diese Alge und vielleicht auch für Bangia Jod zu den unbedingt notwendigen Nährstoffen gehört, oder nur einen ähnlich stark stimulierenden Effekt ausübt, wie ihn PETERS (1948) z.B. für das Arsen findet, konnte noch nicht geklärt werden. Bemerkenswert ist

in diesen Zusammenhang, daß die Grünalgen, die nach LEVINGS (1945a) und unseren Versuchen kaum auf Jod ansprechen, nicht zu den jod-speichernden Algen gehören, wie das vor allem für die Braunalgen und viele rote Formen bekannt ist. Für *Bangia* konnten wir nach der von WEBER und GERHARD (1938) angegebenen Methode eine Jodspeicherung von 0,018g J % Trockengewicht nachweisen.

Noch schärfer als bei Jod prägt sich bei Aluminium das Verhalten der dritten Gruppe aus. Während bei Jod die natürliche Konzentration eine ganz geringe Förderung des Wachstums gegenüber der Kontrolle erkennen lässt, bewirkt das Aluminium in der natürlichen ($1,2 \cdot 10^{-4}$ g Al/l) und sogar noch in der nächst niedrigeren Konzentration ($1,2 \cdot 10^{-5}$ g Al/l) eine ausgesprochene Hemmung des Wachstums. Noch geringere Gaben ($1,2 \cdot 10^{-6}$ g Al/l) führen dann aber zu einer deutlichen Stimulation. Hiermit kommen wir zu dem gleichen Ergebnis, wie es PETERS (1948) in künstlichem Seewasser an *Enteromorpha intestinalis* und auch A. KYLIN (1946) an *Ulva lactuca* finden. Allerdings muss auch hier wieder berücksichtigt werden, daß A. KYLIN in dem aluminiumhaltigen natürlichen Seewasser den Aluminiumeinfluss prüft. KYLIN findet daher schon in sehr viel niedrigeren Konzentrationen ($2 \cdot 10^{-6}$ g Al/l) eine Wachstumsdepression. Auf der anderen Seite musste ihm die Stimulation geringer Aluminiumkonzentrationen entgehen, da der relativ hohe natürliche Aluminiumgehalt des Seewassers nicht ausgeschaltet werden konnte. Aluminium ist in unseren Untersuchungen das einzige Spurenelement des Seewassers, das in seiner natürlichen Konzentration eine deutliche Depression des Wachstums hervorruft. Auch unter den von PETERS (1948) und A. KYLIN (1946) ausserdem geprüften Spurenelementen (Ba, La, Pb, As, Sn, Co und Ni) findet sich, abgesehen von Blei, hierzu keine Parallele. Die geringe Herabsetzung des Wachstums durch Blei ist aber nicht entfernt so bedeutend wie bei Aluminium. Zur Erklärung dieses Befundes können die Möglichkeiten erwogen werden, daß unter natürlichen Verhältnissen entweder dem Aluminium durch andere im Meer vorhandenen Ionen antagonistisch entgegengewirkt wird oder, daß nicht alles des in den chemischen Analysen erfassten Aluminiums in einer für die Pflanzen verwertbaren Form vorliegt, sondern daß vielleicht ein Teil durch Ausfällung oder Adsorption an andere Partikel (vergl. hierzu THOMPSON and HENDLER 1939) unschädlich gemacht wird. Eine Klärung der Frage war bisher noch nicht möglich.

Nachdem in den Einzelversuchen die optimale Konzentration bestimmter Spurenelemente ermittelt worden war, schien es wünschenswert

wert festzustellen, ob es möglich ist, durch gleichzeitige Zugabe mehrerer Spurenelemente ein dem natürlichen Seewasser gleichwertiges künstliches Seewasser herzustellen. Es wurden daher diejenigen Spurenelemente, die sich als besonders wirksam erwiesen hatten (Eisen, Lithium, Kupfer und Jod) in ihren optimalen Konzentrationen der Stammlösung des künstlichen Seewassers (+N+P+B+Mn) gemeinsam zugegeben und ^{ihre} ~~seine~~ Wirkung mit derjenigen von Seewasser (Vorratswasser +N+P) in Wachstumsversuchen an *Bangia pumila* verglichen.

Versuch 43

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 9.4. - 19.4. t°: 18)

Kontr.nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in	
	künstl.S. (+N+P+B+Mn) + Fe, J, Cu, Li	nat.Seew. (+N+P)
6	6,4	5,4
8	16,6	15,2
10	35,6	35,1

Wir kommen hiermit für *Bangia* zu dem gleichen Ergebnis, wie es ^{Ent.} ~~BRUNING~~ (1945a) für *Ulva linza* mitteilt: künstliches Seewasser kann bei geeigneter Zusammensetzung die gleiche Wachstumsleistung der Algen ermöglichen wie natürliches Seewasser. Die scheinbar ^{entwickelt} ~~ausprachsvollere~~ *Ulva lactuca* dagegen sich nach den Versuchen ~~BRUNING~~ (1945a) in dem gleichen für ^{Ent.} ~~Ulva~~ *linza* benutzten künstlichen Seewasser nicht so gut wie in natürlichem Seewasser.

VI . Bedeutung organischer Stoffe für das Wachstum.

Es war schon in Kapitel III^d darauf hingewiesen worden, daß in natürlichen Seewasser neben den mineralischen Nährstoffen noch wachstumsfördernde Substanzen organischer Natur vorhanden sind. Derartige Stoffe finden sich, wie DE VALERA (1940) und später T. KUNZ (1941) zeigen konnten, besonders in Seewasser, das die Bewuchszone bespült. Beide Autoren sprechen daher die Vermutung aus, daß diese wachstumsfördernden Stoffe von den Algen ausgeschieden werden. Durch Herstellung von Extrakten aus lebenden und toten Algen versuchte dann SUNESON (1942, 1943) diese Vermutung zu beweisen, während besonders H. KYLIN (1942, 1943, 1945, 1946) sowie L. W. KILG (1945a) durch Untersuchung über die Bedeutung definierter organischer Verbindungen auf das Wachstum von *Ulva-lactuca*- und *Enteromorpha*-Keimlingen nähere Aufklärung über die Art dieser Stoffe zu gewinnen suchten.

Nachdem es gelungen war, auch marine Rot- und Braunalgen in künstlichem Seewasser ebenso gut wie in natürlichen zu kultivieren, wurden die Untersuchungen an diesen Objekten auch auf organische Stoffe ausgedehnt.

Auf die Innehaltung steriler Verhältnisse während der Kultur wurde bei allen Versuchen mit organischen Stoffen besondere Sorgfalt angewandt. Dadurch wurde erreicht, obwohl die Algensporen und die Glassplitter, denen die Sporen aufsassen, selbst nicht steril waren, daß störende Bakterienentwicklung nur vereinzelt auftrat und eine Auswertung unsicher machte. Nach Möglichkeit wurde auch die Temperatur während dieser Versuche niedrig gehalten.

1) Algenextrakte, Abscheidungen von Pflanzen und Tieren.

Schon der allgemeine Brauch, durch Zusatz chemisch nicht näher definierter Erdextrakte zum Seewasser besonders wuchsfreudige Kulturen zu gewinnen (vergl. SCHREIBER, 1927; HARVEY, 1933), weist darauf hin, daß die Algen in ihrer Entwicklung durch organische Stoffe stark gefördert werden können. Die Ursache für die günstige Wirkung der Erdschreiberlösung (Seewasser + Nitrat + Phosphat + Erdabkochung) ist bisher noch nicht vollständig geklärt worden (PHILLOSHEIM, 1936; HARVEY, 1938). Ausser Erdabkochung haben

sich auch Heu-, Hefe- und Algenauszüge als wachstumsfördernde Zusätze zu dem Kulturmedium bewährt. Besonders Extrakte von *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Ceramium rubrum* haben [HARVEY (1938); SUMNERSON (1942, 1943); H. KYLIN (1943) und LEWING (1945a)] zu gutem Erfolg geführt, doch mussten stets auch Stickstoff und Phosphor der Kulturlösung in optimalen Mengen zugesetzt werden, um ein gutes Wachstum zu erzielen. Nur bei den Extrakten aus *Ceramium rubrum* und *Cystoclonium purpurascens* erübrigte sich diese Nährstoffzugabe, da diese Extrakte selbst ausreichende Mengen an Stickstoff- und Phosphorsalzen neben organischen Stoffen enthalten. Obwohl SUMNERSON (1943) nachweisen konnte, daß neben Stickstoff und Phosphor auch andere Aschenrückstände eingedampfter Algenextrakte noch einen geringen stimulierenden Einfluss haben, kommt er doch zu dem Schluss, daß in erster Linie organische Bestandteile in den Algenextrakten die Wachstumsförderung bewirken.

An *Bangia pumila* prüften wir Extrakte aus *Delesseria sanguinea* und *Furcellaria fastigiata*. Die Herstellung der Extrakte geschah in folgender Weise: 100g frisches Material wurde 1/2 Stunde lang in 100ml Leitungswasser gekocht, die Lösung heiss abfiltriert und nach der üblichen Methode dreimal sterilisiert. Zu 20 und 50ml dieser Lösungen wurden 1000ml Seewasser (Vorratswasser) und ausserdem 0,1g NaNO_3 und 0,02g $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}$ zugesetzt.

Versuch 44

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 13.10. - 23.10. t° : 13)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in Seewasser (+N+P) unter Zus.vom:					
	Delesseriaextrakt		Furcellariaextrakt		Erdaufguss	
	5 ml%	2 ml%	5 ml%	2 ml%	5 ml%	
5	6,2	9,2	8,3	13,4	15,4	11,5
10	14,9 (55%)	35,5 (131%)	37,1 (137%)	54,7 (202%)	62,2 (229%)	27,1 (100%)

Der Versuch zeigt, daß auch bei *Bangia*, ebenso wie dies SUMNERSON (1942, 1943) an *Ulva* feststellte, ein geringerer Extraktzusatz eine weitaus stärkere Förderung des Wachstums erzielt als grössere Mengen. So ermöglichen 2ml *Furcellaria*dekot fast die Leistung der

Erdschreiber-Lösung. Bei stärkerer Dosierung wurde dann aber entweder, wie bei Furcellariaextrakten, eine wesentlich geringere Förderung des Wachstums beobachtet, oder es kommt, wie bei Zugabe von 5ml Delessariadekokt sogar zu einer Hemmung der Entwicklung der Versuchspflanzen.

Wachstumsfördernde Stoffe werden unter ökologischen Bedingungen des freien Meeres vermutlich durch bakterielle Zersetzungs Vorgänge oder auch durch autolytische Prozesse (vergl. ALBERT, 1935) frei gemacht werden.

Schon SUNDSON (1943) konnte aber zeigen, daß auch aus praktisch unverletzten Algen, die für einen Tag in Schalen mit Seewasser verblieben, an das Wasser Stoffe abgegeben werden, die auf Ulvakeimlinge eine gleichstarke wachstumsfördernde Wirkung ausüben, wie Dekokte dieser Algen. Ähnliches beobachtete bereits KNIER (1907) bei seinen Untersuchungen über die Fucuskeimung. Auch HARVEY (1933) zeigt, daß Seewasser, das von lebhaft wachsenden Diatomeenkulturen abfiltriert wurde, fruchtbarer ist als zum Vergleich mit angesetztes frisches Seewasser.

Ergänzend hierzu können wir berichten, daß auch die von lebenden Laminarien durch Verschleimen der äusseren Zellwände an das Seewasser abgegebenen Stoffe das Wachstum von jungen Keimlingen stimulieren. Für diese Versuche wurde der Schleim vorsichtig, möglichst ohne dabei lebende Zellteile mechanisch zu verletzen, von den Laminarien abgewischt und mit 100ml destilliertem Wasser verdünnt. Die eine Hälfte dieser Lösung wurde nach $\frac{1}{2}$ Stunde durch eineutsche filtriert, während die andere $\frac{1}{2}$ Stunde lang gekocht und dann nach Filtration ebenso wie die kalt hergestellte Lösung nach der üblichen Methode dreimal sterilisiert wurde. Von den beiden Auszügen wurden je 5ml zu 100ml Schreiberlösung gegeben. Ausserdem wurde aus dem entschleimten Laminariathallus ein Extrakt hergestellt und zum Vergleich geprüft. Als ^{Versuchs} Vergleichsobjekt diente Porphyra leucosticta.

Bersuch 45

Porphyra leucosticta

(Versuchsdauer: 28.4. - 15.5. t°:15)

Wachstumsindex in Seewasser (+K+P) und Zusatz von

Kontr. nach (Tagen)	Schleim (gekocht)	Schleim (kalt)	Laminaria- dekokt	Erdab- koe hung	—
11	183	161	392	361	86
17	341	367	582	651	151

Man sieht, daß der Zusatz von Schleim zu einer erheblichen Entwicklungsförderung führt, daß aber andererseits mit diesen durchaus nicht alle wachstumsfördernden Stoffe von der Laminaria entfernt wurden, denn der aus dem entschleimten Thallus hergestellte Extrakt wirkt noch wesentlich günstiger als die schleimhaltigen Lösungen. Versuche an Bangia und Phyllitis führten zu dem gleichen Ergebnis. Da nun Laminaria sehr jodreich ist, und wir oben eine starke Stimulation durch Jod auf das Keimlingswachstum der Rotalgen feststellen konnten, lag die Möglichkeit nahe, daß die Wirkung der Laminariaextrakte durch ihren Jodgehalt bedingt sei. Die Bestimmung des Jodgehalts ergab $2,9 \cdot 10^{-4}$ g J/l. Die Versuchslösung enthielt also eine wesentlich größere Menge an Jod als seinem wirksamen Konzentrationsbereich entspricht. Es dürften also auch hier in erster Linie organische Stoffe für die Wachstumsförderung verantwortlich zu machen sein. Welcher Art dabei die Stoffe sind, läßt sich nicht sagen. Aus den Versuchen mit dem kalt hergestellten und dem gekochten Schleim geht nur hervor, daß sie thermostabil zu sein scheinen. Von einer speziellen Bearbeitung des Problems mußte aber zunächst abgesehen werden, da zu einer einwandfreien Beantwortung bakterienfreie Kulturen unumgänglich notwendig sind, deren Herstellung bisher noch fehlschlug.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß auch durch tierische Organismen wachstumsfördernde Stoffe an das Seewasser abgegeben werden. Einem Aufzuchtbecken von Gammariden, die nur tierische Nahrung erhalten hatten, wurde Seewasser entnommen und nach Sterilisation und Zusatz von Stickstoff und Phosphat (Schreiber-konzentrationen) als Kulturmedium für Bangia verwendet. Nach

10 Kulturtagen zeigte es sich, daß die Fäden in der als Kontrolle dienenden Schreiber-Lösung auf durchschnittlich 47 Zellen heran- gewachsen waren, während in dem „Gammaridenwasser“ 56 Zellen im Durchschnitt gezählt wurden. Allerdings muss die Frage offen bleiben, ob die wachstumsfördernden Substanzen von den Tieren selbst gebildet und mit den Exkreten in das Wasser abgegeben wurden, oder ob sie bakteriellen Umwandlungen dieser Stoffe ihren Ursprung verdanken. Sicher war auch durch die Exkrete der Gehalt des Kulturwassers an stickstoffhaltigen Verbindungen erhöht worden; Da jedoch der Stickstoffgehalt der Kulturlösung durch künstlichen Zusatz optimal gestaltet war, kann dadurch die Überlegenheit des „Gammaridenwassers“ nicht erklärt werden.

2) Glukose und Mannit

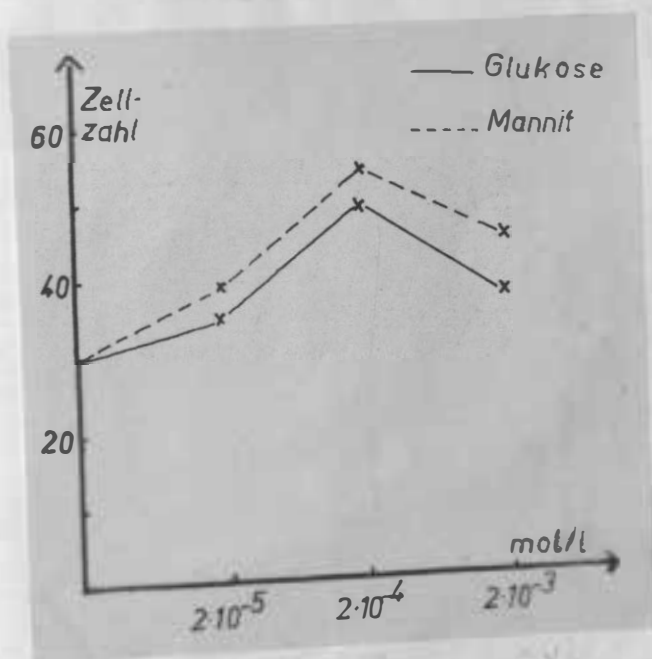
Glukose und Mannit wurden künstlichem Seewasser (Stammlösung +F+P+S+Mn) in Konzentrationen von $2 \cdot 10^{-3}$ - $2 \cdot 10^{-5}$ mol/l zugegeben und die Lösung dreimal bei 70° sterilisiert.

Als Versuchsobjekte dienten *Bangia pumila*, *Porphyra leucosticta* und *Phyllitis fascia*.

Versuch 46

Bangia pumila

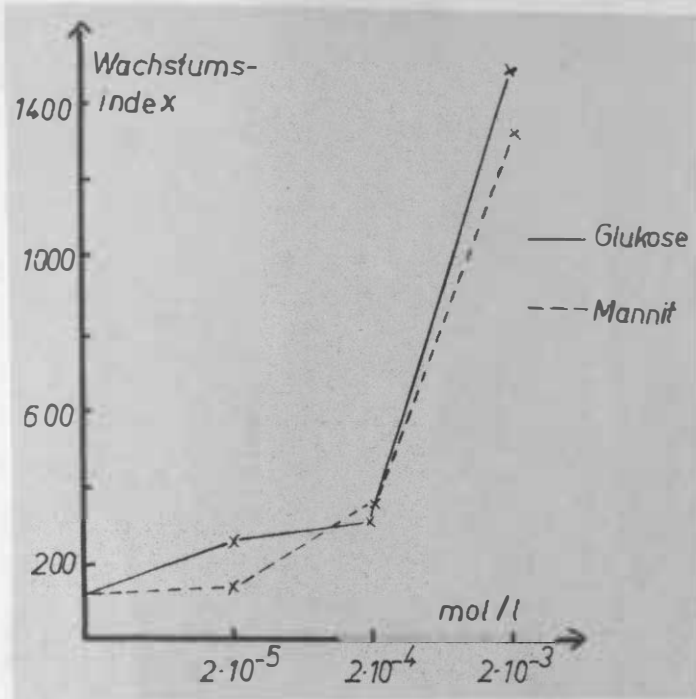
(Versuchsdauer: 6.5. - 19.5. t° : 16)



Versuch 47

Porphyra leucosticta

(Versuchsdauer: 28.4. - 15.5. t° : 15)



Versuch 48

Phyllitis fascia

(Versuchsdauer: 28.4. - 5.5. t° : 16)

a) Glukose:

Kontr. nach (Tagen)	Längen der Thalli (in cm) in künstlichem Seewasser (+N+P+B+Mn)			
	10^{-3} mol/l	10^{-4} mol/l	10^{-5} mol/l	—
7	130 kaum verzweigt, Haarbildung	180 etwas verzweigt, dunkel, Haarbildung	160 etwas verzweigt, langes Haar, dunkel	200 nicht verzweigt, Paarbildung, dunkel

b) Mannit:

Kontr. nach (Tagen)	10^{-3} mol/l	10^{-4} mol/l	10^{-5} mol/l	—
7	210 stark verzweigt, dunkel, kein Haar	200 etwas verzweigt, Haarbildung	140 verzweigt, dunkel, Haarbildung	200 nicht verzweigt, dunkel, Haarbildung

Die Versuche zeigen, daß beide Bangiaceen auf Glucose- und Mannit-zusatz mit einer Wachstumssteigerung antworten, doch verhalten sie sich nicht ganz gleichmässig. Während bei Porphyra ein Unterschied zwischen Glukose- und Mannitwirkung nicht ersichtlich ist, scheint bei Bangia eine geringe Bevorzugung des Mannit vorzuliegen. Auch tritt bei dieser Alge das Wachstumsoptimum schon bei einer Konzentration von $2 \cdot 10^{-4}$ mol/l Glukose, bzw. Mannit auf, während Porphyra mit zunehmender Konzentration bis $2 \cdot 10^{-3}$ mol/l eine stete Förderung der Entwicklung erfährt. Ob dann bei $2 \cdot 10^{-3}$ mol/l Glukose bzw. Mannit das Optimum erreicht ist, wurde nicht weiter untersucht, doch ist auch hier anzunehmen, daß eine weitere Steigerung der Konzentration zu einer Wachstumsdepression führen wird, so daß sich die beiden Algen nur durch die Lage des Optimums unterscheiden dürften.

Bei der Braunalge Phyllitis fascia ergibt sich, wie im Glukoseversuch, bei Bangia, ein deutliches Optimum bei 10^{-4} mol/l, während bei Mannit das Gedeihen, analog den Porphyraversuchen, mit zunehmender Konzentration bis zu 10^{-3} mol/l gefördert wird. Vielleicht ist hier dieser Unterschied mit dem Mannitstoffwechsel der Phaeophyceen in Zusammenhang zu bringen.

Die beiden untersuchten Verbindungen dürften wahrscheinlich für diese Benthosalgen als zusätzliche Kohlenstoffquelle wirken. Eine rein heterotrophe Ernährung mit beiden Stoffen misslang.

Unsere Versuche an Rot- und Braunalgen decken sich mit den Ergebnissen H. KYLINS (1942, 1945) an Ulva lactuca und Enteromorpha linza. Auch hier wird das Wachstum durch Glukosezusatz in einer Konzentration von $5,5 \cdot 10^{-5}$ mol/l gefördert.

3) Aminosäuren

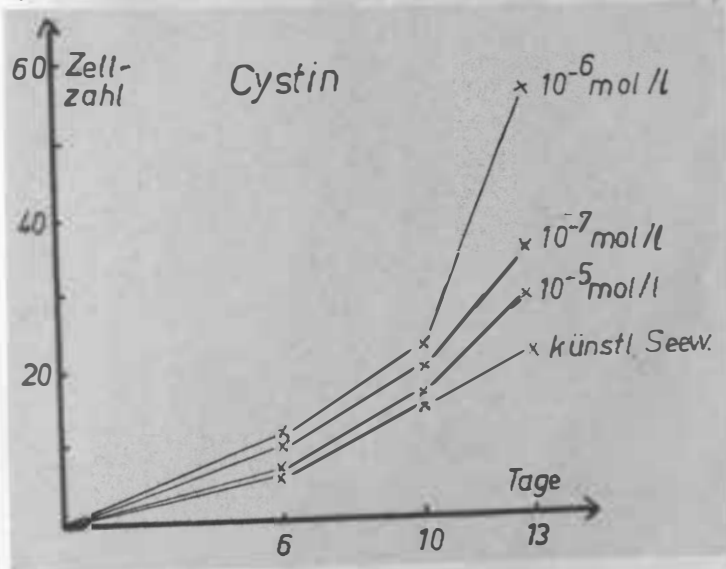
Daß Aminosäuren für Bangia als Stickstoffquellen genutzt werden können, wurde bereits auf Seite 19 erwähnt. Dabei wurde hervorgehoben, daß die in Alanin- und besonders Cystinlösungen beobachtete Wachstumsförderung weit grösser ist als auf Grund des Stickstoffgehaltes der Aminosäuren erwartet werden konnte. Es scheint daher auch die organische Komponente dieser beiden Stoffe für das Wachstum von Bedeutung zu sein. Inwieweit diese einfach als Kohlenstoffquelle zusätzlich das Wachstum fördern, liess sich leider nicht entscheiden, da es nicht gelang, die hier untersuchten Algen

bei rein heterotropher Ernährung zu kultivieren. Da aber die bei den Aminosäuren trotz gleicher Grundkonfiguration — Propion=säuregerüst — eine sehr verschiedene Wirksamkeit in den früheren Versuchen ^{haben} entfaltet, schien es wünschenswert, diese Befunde durch weitere Versuche, in denen durch zusätzliche Stickstoffgaben der Einfluss der Aminogruppe als Stickstoffquelle ausgeschaltet war, zu stützen. Beide Stoffe wurden daher in äquimolaren Mengen in Konzentrationen von 10^{-5} — 10^{-7} mol/l der Stammlösung des künstlichen Seewassers (+N+P+B+Mn) zugegeben und an *Bangia pumila* untersucht.

Versuch 49

Bangia pumila

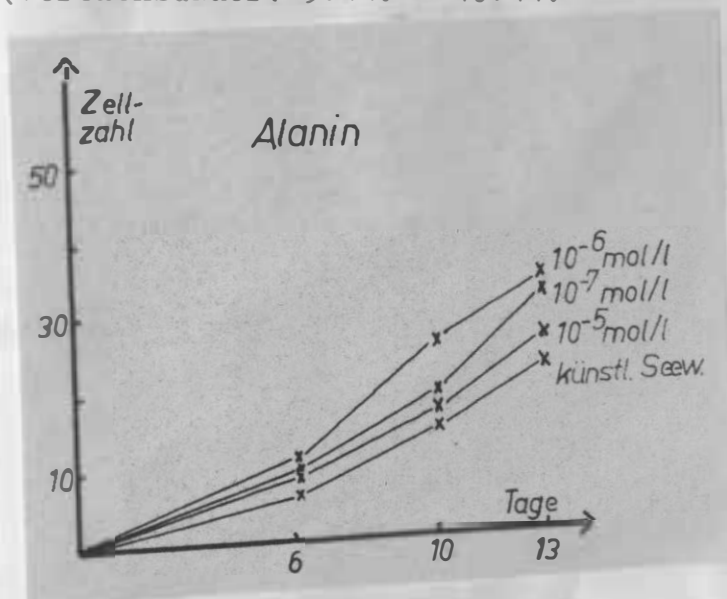
(Versuchsdauer: 3.11. — 10.11. t^0 : 15)



Versuch 50

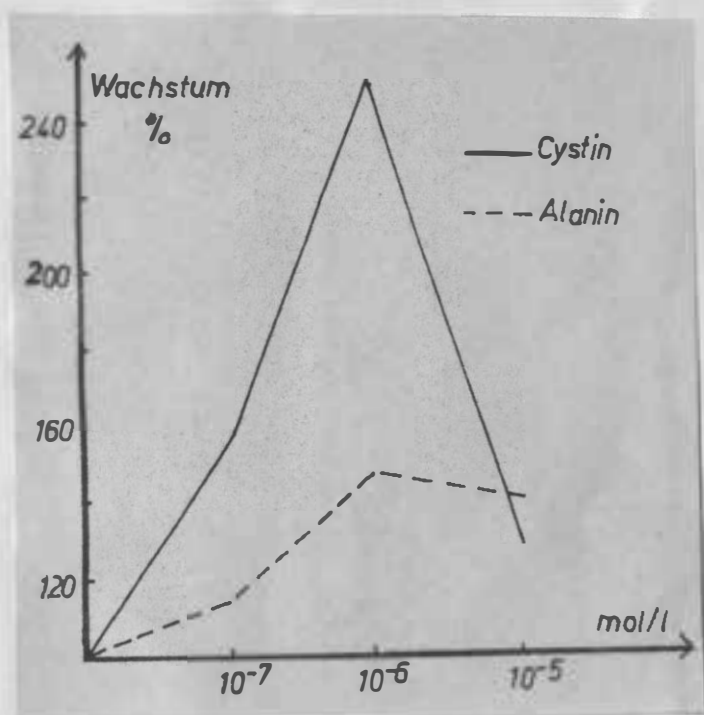
Bangia pumila

(Versuchsdauer: 3.11. — 10.11. t^0 : 15)



Die Versuchsserien bestätigen nicht nur die wachstumsfördernde Wirkung der beiden Aminosäuren in dem nitrathaltigen Seewasser, sondern sie zeigen auch in dem starken Anstieg des Wachstums in der Cystinlösung von 10^{-6} mol/l die Überlegenheit dieser Aminosäure. Das wird noch deutlicher, wenn man die nach 10-tägiger Kulturdauer ermittelten Werte in Prozenten des Wachstums der Kontrollfäden umrechnet (Ordinate) und diese in Abhängigkeit von der Konzentration (Abzisse) graphisch darstellt.

Figur 3



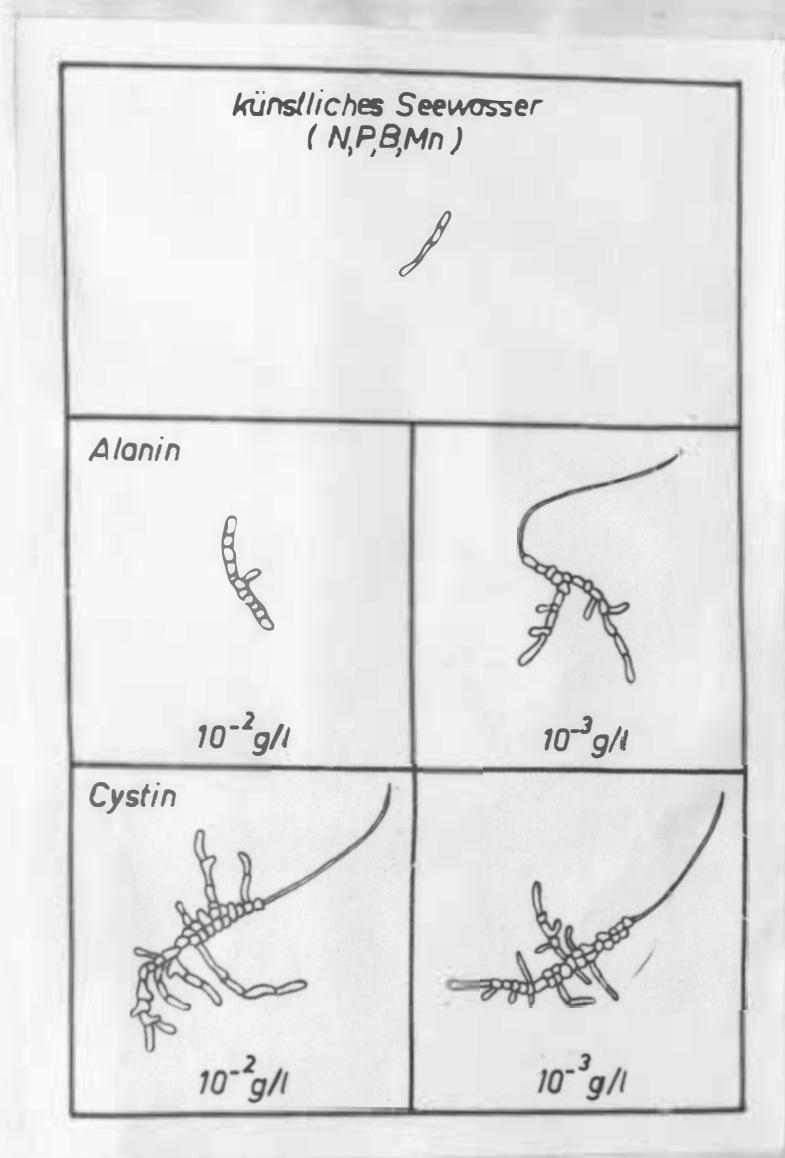
In keiner der Alaninlösungen wird auch nur annähernd eine Wachstumsleistung wie in der cystinhaltigen Serie erhalten.

Auch in entsprechenden Versuchen mit der Braunalge *Phyllitis fascia* (Versuch 51) kommt in den abgebildeten Wachstumstypen die Überlegenheit der Cystinkulturen sehr deutlich zum Ausdruck.

Versuch 51

Phyllitis fasciata

(Versuchsdauer: 13.4. - 25.4. t^o: 15)

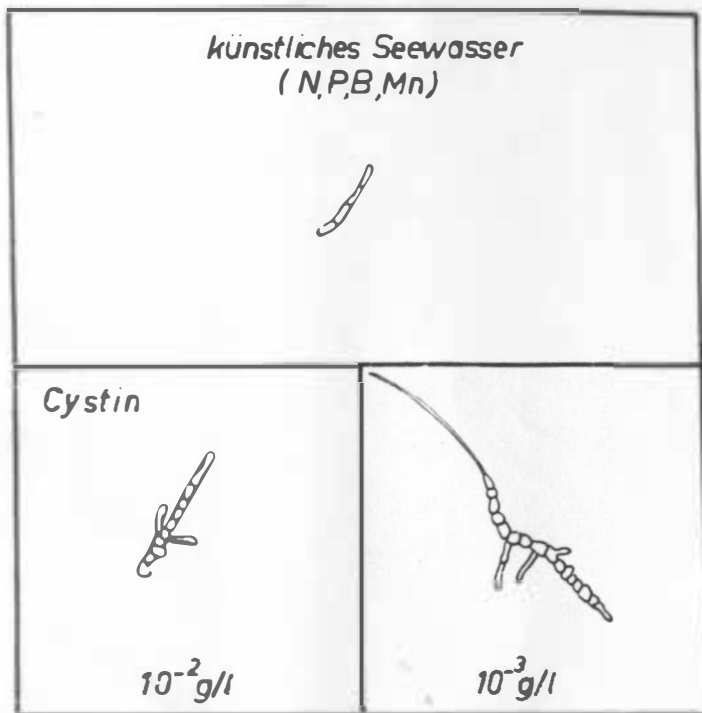


Bei Scytosiphon lomentarius konnte die Alaninkultur wegen starker Bakterienentwicklung nicht ausgewertet werden; die Abbildungen (Versuch 52) zeigen aber auch hier eine wesentliche Förderung der Cystinkultur gegenüber der Kontroll-Lösung.

Versuch 52

Scytosiphon lomentarius

(Versuchsdauer: 13.3. - 22.4. t° : 15)



Da Cystin dem Alanin gegenüber bei gleichem Propionsäuregerüst sich durch das Vorhandensein von Schwefel auszeichnet, kann man mit Sicherheit annehmen, daß seine besondere Wirksamkeit an das Vorhandensein dieser Schwefelgruppen gebunden ist. Auch HARVEY (1938) und LEVRING (1945b) können an Diatomeen durch Cystinzusatz (LEVRING 1945a) an *Ulva lactuca* durch Zugabe des ebenfalls schwefelhaltigen Methionins eine erhebliche Beschleunigung des Wachstums erzielen. Durch keine der zahlreichen anderen von LEVRING (1945a) untersuchten organischen Verbindungen wurde bei *Ulva lactuca* eine gleichartige Wachstumsleistung beobachtet.

d) Wirkstoffe

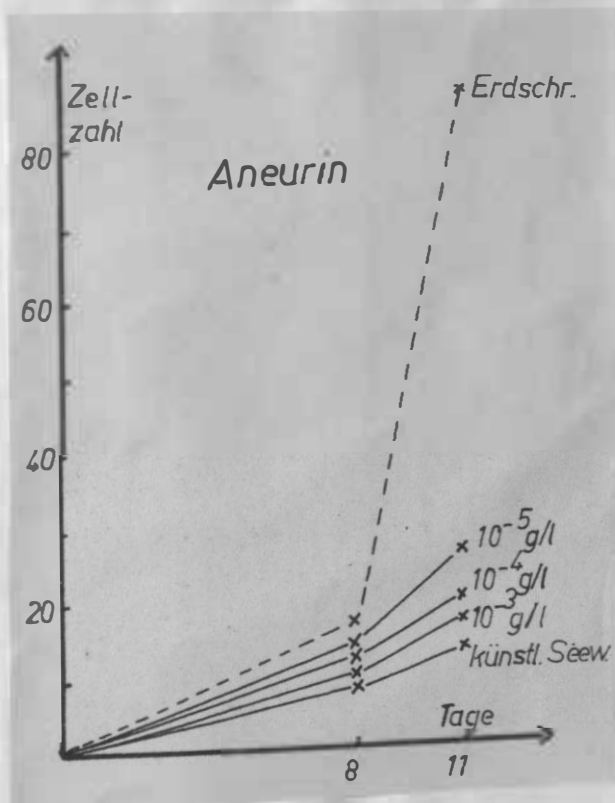
1) Aneurin:

Nach H.KYLIN (1943 und 1945) wirkt Aneurin schon in ganz geringen Konzentrationen (10^{-4} - 10^{-5} g/L) stimulierend auf das Wachstum von Ulvakeimlingen, wenn es im natürlichen Seewasser geboten wird. Im künstlichen Seewasser konnte Levring (1945 a) an der gleichen Algen keinerlei Wirkung feststellen. H.KYLIN (1946) vermutet daher, „daß das künstliche Seewasser vom Standpunkt der Ulvazygote nur nicht die richtige Zusammensetzung hatte“. Da wir oben schon darauf hinwiesen, daß Ulva als besonders anspruchsvoll gelten muß, schien es interessant, das Verhalten der genügsameren *Bangia pumila* in künstlichem Seewasser bei Zusatz von Aneurin zu untersuchen. In diesen Versuchen wurde Aneurin in Konzentrationen von $1 \cdot 10^{-3}$ - $1 \cdot 10^{-5}$ g/l zugegeben.

Versuch 53

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 5.5. - 16.5. t° : 13)



Das Ergebnis zeigt, daß bei *Bangia pumila* im Gegensatz zu *Ulva* eine deutliche Stimulation des Wachstums eintritt, die in der verdünntesten Lösung (10^{-5} g/l) am stärksten ist. Die wachstumsfördernde Wirkung der Erdschreiber-Lösung wird allerdings nicht entfernt erreicht.

2) Ascorbinsäure:

ALGEUS (1946) hat eingehend die Stabilitätsverhältnisse von Ascorbinsäurelösungen untersucht. In verdünnten Lösungen (1 g/l) findet vor allem bei alkalischer Reaktion und bei Hitze-sterilisation eine rasche Oxydation durch den Luftsauerstoff statt, die zu einer Herabsetzung des P_H der Lösung, sowie zum Auftreten von Oxydationsprodukten führt. An einzelligen Süßwasser-chlorophyceen kann ALGEUS nachweisen, daß sowohl diese Oxydationsprodukte als auch die Herabsetzung des P_H hemmend auf das Wachstum der Versuchsobjekte wirken. Die Stabilität der verdünnten Ascorbinsäurelösungen kann aber erheblich durch Zusätze verschiedener Substanzen, wie z.B. NaCl, Cystin und anderen Aminosäuren oder auch Phosphat erhöht werden. So ist z.B. in einer n/3 NaCl-Lösung nach vier Tagen noch fast viermal so viel reduktionsfähige Ascorbinsäure wie in einer NaCl-freien, gleichstarken Ascorbinsäurelösung vorhanden. Cystin zeigt sogar einen noch stärker stabilisierenden Effekt. Da unsere Untersuchungen in Seewasser durchgeführt wurden, war infolge der alkalischen Reaktion (P_H 8,0) mit einer geringen Beständigkeit der Ascorbinsäurelösungen zu rechnen, doch mußte andererseits der Salzgehalt von 15‰ stabilisierend wirken, wenn auch nur in geringerer Masse als die von ALGEUS untersuchte n/3 NaCl-Lösung, die dem NaCl-Gehalt eines Seewassers von 26‰ entspricht. Da weder der Einfluss der P_H -Wirkung noch der stabilisierende Effekt des Seewassers genau bekannt war, wurde deshalb die Versuchslösung jeden 2. Tag durch eine frische ersetzt. Ausserdem wurde die Ascorbinsäure dem dreimal sterilisierten künstlichen Seewasser nachträglich zugesetzt und diese Lösung dann ohne nochmalige Sterilisation benutzt. Die in den Lösungen von 10^{-2} und 10^{-3} g/l Ascorbinsäure auftretende P_H -Senkung wurde zu Beginn des Versuches mit $NaHCO_3$ -Lösung ausgeglichen.

Als Versuchsobjekte dienten *Ulothrix implexa*, *Bangia pumila*, *Phyllitis fasci* und *Scytosiphon lomentarius*.

Versuch 54

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 9.3. - 22.3. t^0 : 12)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in künstl. Seew. (+N+P+B+Mn)				
	mit Ascorbinsäurezusatz (g/l)			Erdaufkochen	—
	10^{-2}	10^{-3}	10^{-4}		
10	+	12,8	9,6	12,2	8,5
13	+	51,5	50,6	97,0	22,0

Versuch 55

Ulothrix implexa

(Versuchsdauer: 9.3. - 22.3. t^0 : 12)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in künstl. Seew. (+N+P+B+Mn)				
	mit Ascorbinsäurezusatz (g/l)			Erdaufkochen	
	10^{-2}	10^{-3}	10^{-4}		
5	12	25	35	34+)	24
13	18	220-250+)	250-300+)	<u>34+)</u>	230+)

+)

Fäden sporuliert.

Versuch 56

Phyllitis fascia

(Versuchsdauer: 13.4. - 25.4. t^0 : 15)

künstliches Seewasser (N,P,B,Mn)



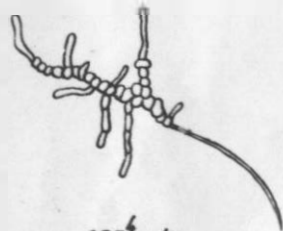
Ascorbinsäure



10^{-2} g/l



10^{-3} g/l



10^{-4} g/l

Versuch 57

Scytosiphon lomentarius

(Versuchsdauer: 13.4. - 22.4. t^0 : 15)

künstliches Seewasser (N,P,B,Mn)



Ascorbinsäure



10^{-2} g/l



10^{-3} g/l



10^{-4} g/l

Bei allen Versuchsobjekten bewirkt die schwächste der untersuchten Konzentrationen (10^{-4} g/l) die stärkste Wachstumsstimulation. Bei *Ulothrix* scheint allerdings die Wirkung nach den in Versuch 55 angegebenen Zellzahlen nicht sehr erheblich zu sein, doch muss dazu bemerkt werden, daß bei der Durchsicht am 7. Tage alle Fäden, mit Ausnahme der stark gehemmten überdosierten Kultur (10^{-2} g/l), sporuliert hatten. Die jungen Keimlinge waren in den Lösungen von 10^{-3} g/l drei, und in der Lösung 10^{-4} g/l sechs Zellen lang. In den Kontrollkulturen dagegen hatten die Sporen noch gar nicht gekeimt, während sie in der Erdschreiber-serie durchschnittlich das 40-Zellstadium schon wieder erreicht hatten.

Höheren Konzentrationen gegenüber verhalten sich die Algen etwas verschieden. Während *Phyllitis* bei Zugaben von 10^{-2} g/l noch leidlich gedeiht, so daß eine bessere Entwicklung als in der Kontrollkultur eintritt, wird diese Konzentration von *Ulothrix* und *Scytosiphon* nur sehr schlecht, von *Bangia* dagegen gar nicht vertragen. Unsere Versuche deuten also auf eine toxische Wirkung starker Ascorbinsäurekonzentrationen hin. Auch H. KYLIN (1942) kommt bei *Ulva lactuca* zu dem gleichen Ergebnis. Da H. KYLIN in seinen Versuchen beobachtet, daß vom 2. Versuchstag an das P_H der Versuchslösung bei Zugabe von $2 \cdot 10^{-2}$ g/l abfiel (bis auf P_H : 7,6), deutet ALGEUS (1946), nach dessen Untersuchungen auch sehr hohe (bis 10 g/l) Ascorbinsäuremengen nicht toxisch für *Chlorella vulgaris* wirken, die Befunde H. KYLINS so, daß er den der zunehmenden Oxydation der Ascorbinsäure parallelgehenden Anstieg der Wasserstoffionenkonzentration für das negative Ergebnis verantwortlich macht. In unseren Versuchen wurde für eine stete Erneuerung der Nährlösung gesorgt, so daß diese Deutung ebenso, wie die Möglichkeit einer Hemmung durch entstandene Oxydationsprodukte ausscheidet.

3) Heteroauxin.

Die Wirkung des Heteroauxins auf das Wachstum von marinen Chlorophyceen (*Ulva lactuca* und *Enteromorpha linza*) ist von H. KYLIN (1942, 1945, 1946) und LEVRING (1945a) untersucht worden, während ALGEUS (1946) sehr eingehende Studien an Süßwasserchlorophyceen durchführte. Wenn ALGEUS eine besondere Förderung im sauren Milieu (P_H : 5) feststellen kann, und daraus folgert, daß

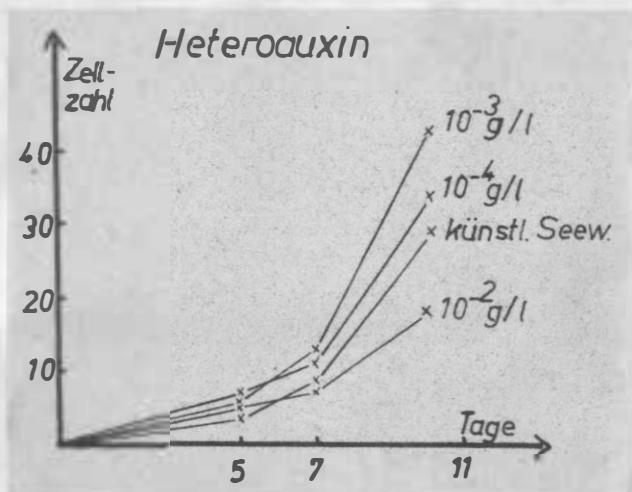
besonders die undissoziierten Moleküle von den Algen aufgenommen werden und das Wachstum stimulieren, so weisen schon die Ergebnisse von H. KYLIN und LEVRING darauf hin, daß bei marinen Algen auch die stark dissoziierte Säure im alkalischen Milieu eine stimulierende Wirkung entfalten kann.

Wir prüften die Heteroauxinwirkung an *Bangia* in Konzentrationen von 10^{-2} - 10^{-4} g/l in künstlichem Seewasser (Stammlösung +N+P+B+Mn). Eine Gelbfärbung der Lösung im Licht (vergl. ALGATUS, 1946) wurde in keinem Fall beobachtet. Durch den regelmässigen Lösungswechsel wurde ausserdem ein hemmender Einfluss von Zersetzungsprodukten, wie ihn KYLIN nachweisen konnte, ausgeschaltet.

Versuch 58

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 31.8. - 11.9. t°: 18)



Aus der Abbildung geht hervor, daß die optimale Konzentration bei 10^{-3} g/l liegt. Zwar bewirkt die schwächste Konzentration von 10^{-4} g/l in den ersten sieben Tagen fast die gleiche Wachstumssteigerung; in den folgenden Tagen aber gedeihen die Pflanzen in der stärkeren Lösung sehr viel besser. Offenbar reicht die Menge von 10^{-4} g/l nur in den ersten Versuchstagen für eine geringe Anzahl von Zellen aus, um ein optimales Wachstum zu erzielen, während in der stärkeren Konzentration auch nach erheblicher Vermehrung der Zellen noch genügend Heteroauxin vorliegt, um die wachstumsfördernde Wirkung aufrecht zu erhalten. Die höchste der untersuchten Konzentrationen (10^{-2} g/l) zeigt nach den ersten fünf Tagen

zunächst die gleiche Wachstumsleistung wie die schwachen Lösungen. Sie übertrifft also auch die heteroauxinfreie Kontrolle. Mit zunehmender Kulturdauer erreicht sich aber diese starke Dosierung als hemmend, so daß dann das Wachstum hinter dem der Kontrolle zurückbleibt.

Bangia verhält sich in dieser Hinsicht wie die von H. KYLIN (1942) untersuchte *Enteromorpha linza*, während *Ulva lactuca* auch in dieser Konzentration (10^{-2} g/l) noch eine geringe Stimulation des Wachstums gegenüber der wachsstoff-freien Kontrolle erhält. Es besteht also kein Zweifel darüber, daß β -Indolyl-essigsäure die Entwicklung der marinen Benthosalgen in alkalischer Lösung in günstiger Richtung beeinflusst.

Über den Mechanismus der Heteroauxinwirkung sind verschiedene Vorstellungen geäußert worden. (Vergl. ^{2.B.} ALGEUS, 1946; BÜNNING, 1948). Während auf der einen Seite nachgewiesen wurde, daß es bei Heteroauxinbehandlung zu einer Streckung der Zellen kommt, die durch Lockerung der Bindung zwischen den Zellulosemolekülen oder durch Erleichterung der Wasserpermeabilität ~~in~~ der Zelle hervorgerufen wird, konnte bei anderen Organismen eine Vergrößerung der Zelle nicht beobachtet werden, obwohl deren Entwicklung, sowie die Zellteilung, gefördert waren.

Auch für unsere Algen sind wir der Ansicht, daß sich die Heteroauxinbehandlung nicht in einer Streckung der Zellen bemerkbar macht. Das zeigen Messungen der Zell-Länge und -Breite in den Heteroauxinlösungen, wie sie als Durchschnittswerte in Tabelle 2 wiedergegeben sind.

Tabelle 2

	Heteroauxin	Kontrolle
Zell-Länge:	$9,45\mu \pm 0,32$	$9,75\mu \pm 0,43$
Zell-Breite:	$20,1\mu \pm 1,7$	$19,9\mu \pm 0,06$

Die Wirkung des Heteroauxins liegt bei *Bangia* wahrscheinlich in einem spezifischen Eingreifen auf das Plasma und seinen Stoffwechsel, wie dies auch PRATT (1938), BRAINON und BARTSCH (1939) und ALGEUS (1946) in ihren Versuchen für *Chlorella* zeigen.

5) Die kombinierte Wirkung einiger organischer Stoffe.

In Kapitel V3 hatte gezeigt werden können, daß die für die einzelnen Spurenelemente gefundenen Stimulationswirkungen bei einer Kombination sich in ihrer Wirksamkeit addierten, so daß dadurch ein dem natürlichen Seewasser gleichwertiges synthetisches Medium hergestellt werden konnte. Es schien daher wünschenswert, anschließend an die in Versuchen mit organischen Stoffen gewonnenen Einzelergebnisse auch die Wirkung von Lösungskombinationen einiger dieser Stoffe zu untersuchen. Versuch 59 und 60 zeigen die Resultate an Lösungen folgender Zusammensetzung:

künstliches Seewasser (N, P, B, Mn)

"	"	"	+ Ascorbinsäure + Cystin
"	"	"	+ Ascorbinsäure + Cystin + Glukose
"	"	"	+ Cystin + Heteroauxin

Die Stoffe wurden jeweils in ihren optimalen Konzentrationen zugesetzt: Heteroauxin und Cystin 10^{-3} g/l; Ascorbinsäure: 10^{-4} g/l sowie Glukose: $2 \cdot 10^{-4}$ mol/l

Versuch 59

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 10.7. - 18.7. t° : 20)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in künstl. Seewasser (+N+P+B+Mn)			
	+ Ascorbinsäure	+ Ascorbinsäure + Cystin	+ Ascorbinsäure + Cystin + Glukose	—
5	11,8	15,9	16,3	10,5
8	65,0	109	135,7	42,5

Versuch 60

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 8.9. - 22.9. t° : 16)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in künstl. Seewasser (+N+P+B+Mn)		
	+ Cystin	+ Cystin + Heteroauxin	—
6	7,9	9,5	5,4
11	23,0	27,7	8,0
13	44,0	50,4	11,5

Die Versuche zeigen, daß durch die Zugabe mehrerer Stoffe das Wachstum von *Bangia* wesentlich gebessert wird.⁺⁾ Cystin hat, wie zu erwarten war, den besten Einfluss.

Da wir in Kapitel VI die Brauchbarkeit des synthetischen Mediums an dem natürlichen, selbst Spurenelemente enthaltenden Seewasser gewissermassen getestet hatten, war auch bei den organischen Stoffen ein Vergleich mit einer entsprechenden Kontrollflüssigkeit sinnvoll. Erdabkochung schien für diesen Zweck der richtige Maßstab zu sein. Da Erdabkochung aber ohne Zweifel auch mineralische Bestandteile enthält, wurden ausser den organischen Stoffen Glukose, Cystin und Ascorbinsäure auch Spurenelemente (Fe, Zn, Cu und J) der Kulturlösung (künstliches Seewasser +N+P+B+Mn) zugegeben. *Bangia pumila* diente als Versuchsobjekt.

Versuch 61

Bangia pumila

(Versuchsdauer: 28.7. - 5.8. t°: 18)

Kontr. nach (Tagen)	Zahl der gebildeten Zellen in künstl. Seewasser (+N+P+B+Mn) + Spurenelemente	+ Spurenelemente + org. Stoffe	+ Erdabkochung	—
5	5,8	6,6	9,6	5,5
8	41,0	58,0	74,7	20,4

Der Versuch zeigt, daß Zusatz von organischen Stoffen sowie Spurenelementen zu einer erheblichen Verbesserung gegenüber der Kontrolle: künstliches Seewasser (+N+P+B+Mn) führt, daß aber die Wirkung von Erdabkochung nicht erreicht wird. Erdabkochung muss also andere Substanzen enthalten, die zu einer derartig guten Wachstumsleistung Anlass geben. Es sollte allerdings mit diesem Versuch nicht gesagt sein, daß die hier untersuchten Stoffe auch Bestandteile der Erdabkochung sind. Besonders für Ascorbinsäure ist dies auf Grund ihrer relativ geringen Unbeständigkeit sehr unwahrscheinlich, während es für Cystin nicht ausgeschlossen ist, zumal HARVEY (1938) zeigen konnte, daß Stoffe mit der Konstitution $\text{S}-\text{CH}_2-\text{CH}(\text{NH}_2)-\text{COOH}$ als aktive Komponenten in Erdabkochung und Algenextrakten auftreten.

^{+) Die auffallend niedrigen Zellzahlen der Kontrollserie von Versuch 60 gegenüber Versuch 59 können einerseits auf die niedrige Temperatur zurückzuführen sein. Zum anderen herrschten in den Septembertagen schlechte Lichtverhältnisse, so daß dadurch die Wachstumsbedingungen noch schlechter gestaltet wurden.}

VII Schlussbetrachtung

Ausgehend von einem Ostsee-Vorratswasser, das sich im Vergleich zu Wassern verschiedener Herkunft als besonders nährstoffarm herausgestellt hatte, oder in besonderen Fällen von einem künstlichen Seewasser, das in seiner Grundzusammensetzung nur Na, K, Ca, Mg, SO_4 , Cl und HCO_3 enthält, war es möglich, die Wirksamkeit der verschiedensten Stoffe anorganischer und organischer Natur auf das Wachstum junger Algenkeimlinge zu prüfen.

Auf eine spezielle Untersuchung der Bedeutung der oben genannten Hauptelemente des Seewassers für die Algen wurde verzichtet, denn, wie auch die Arbeiten LEVRINGS (1945) zeigen, ist eine Entwicklung der Sporen von *Ulva lactuca* beim Fehlen nur eines derselben unmöglich. Man muss annehmen, daß diese Ionen, neben ihrer Bedeutung als Nährstoffe hauptsächlich zur Herstellung einer ausbalancierten Lösung notwendig sind. Vor allem Natrium und Chlor werden — abgesehen von der Beobachtung RICHTERS (1908, 1909), daß Diatomeen Natrium zum Wachstum fordern — nicht als Nährstoffe für die marinen Organismen angesehen. OLTMANN (1923) weist bereits auf diese Tatsache hin und sieht darin die Berechtigung, die Ergebnisse der Süßwasser- und Meerespflanzen miteinander vergleichen zu können, da der Faktor, der den Unterschied der beiden Medien in erster Linie bewirkt — das NaCl — nicht in die stoffaufbauenden Prozesse mit eingreift. Tatsächlich lassen sich viele Beobachtungen an Vertretern beider Biotope in gleicher Weise zeigen. Es ist dabei selbstverständlich, daß bei den einzelnen Arten spezifisch unterschiedliche Ansprüche an bestimmten Nährstoffen auftreten.

Für alle Organismen sind Stickstoff und Phosphor die wichtigsten Nährstoffe, da sie unentbehrliche Bestandteile des Plasmas und der Kernsubstanz sind. Sie stehen daher auch für Meeresalgen als Ernährungsfaktoren an erster Stelle, zumal im Meerwasser Stickstoff und Phosphor, wie schon oben erwähnt wurde, vielfach den Charakter von Minimumstoffen tragen. Fehlen diese Elemente in der Kulturlösung, so tritt nur ein sehr geringer Zuwachs auf. Die Keimlinge zeigen dann ein kümmerliches Aussehen, wobei sich vielfach ~~der Mangel an~~ diesen Nährstoffe durch verlängerte Zellen, deren Chromatophor stark kontrahiert ist (*Bangia*), ausdrückt. (Vergl.

auch die Kulturen von *Scytospha* von Versuch 21 Seite 30).
BENXCKE (1898) beobachtet an Konjugaten des Süßwassers analoge Merkmale.

Phosphor ist für Meeresalgen als sekundäres Phosphat am besten brauchbar (ANDERSSON, 1942).

Als ~~beste~~ Stickstoffquelle sind die verschiedensten N-Verbindungen brauchbar. Während sich für viele Algen Nitrat als beste Stickstoffquelle bewährt (vergl. ~~RODHE~~ 1948; ÖSTERLIND, 1949 an Süßwasserplanktern), werden von anderen Ammoniumverbindungen bevorzugt (marine Plankter: SCHREIBER, 1927; HARVEY, 1940; Süßwasserchlorophyceen: TREBOW (1904); ARARI (1906); HAKANO (1947)). MOACK und PIRSON (1939) sowie ALBERTS (1946) und auch LUDWIG (1938) dagegen finden beide Stickstoffverbindungen gleichwertig für ihre Algen, doch sind sie — unter Hinweis auf die Wirkung derselben als physiologisch saure oder alkalische Salze — der Ansicht, daß in einem gepufferten Medium Ammoniumdüngung das Wachstum ihrer Keimlinge (hauptsächlich einzellige Chlorophyceen) gegenüber Nitratzugabe beschleunigen würde. In niedrigeren Konzentrationen konnte diese Annahme in ANDERSSONS (1942), A. KYLINS (1945) und unseren Versuchen in dem gepufferten Medium des Seewassers auch für Benthosalgen bestätigt werden. In höheren Konzentrationen allerdings erweist sich für das Wachstum der von uns untersuchten Grün- und Rotalgen Ammonium wesentlich schlechter als Nitrat. Diese Erscheinung wurde aber nicht durch eine Reaktionsänderung erklärt, sondern vielmehr auf ein störend wirkendes Eingreifen auf lebenswichtige Prozesse zurückgeführt, das neben Denaturierung der Plasmastruktur auch Mangel an abgelagerter Stärke nachgewiesen wurde, die durch eine Hemmung der Assimilation und Steigerung der Atmung erklärt werden konnte. ÖSTERLIND (1947) beschreibt in diesem Zusammenhang an Süßwasserchlorophyceen eine Zerstörung des Chlorophylls durch NH_4 -Überdosierung. Hinsichtlich anderer Stickstoffverbindungen — Harnstoff und Aminosäuren — ergeben sich bei Süßwasser- und Meeresalgen die gleichen Befunde. Alle diese Stoffe sind für die Algen brauchbar. Nitritstickstoff dagegen, der nach den Befunden SCHREIBERS (1927), ANDERSSONS (1942), A. KYLINS (1945) und auch unseren Ergebnissen von marinen Plankton- und Benthosalgen gut verwertet werden kann, ist für Blaualgen des Süßwassers in saurer Nährlösung (PRINGSHEIM

1913) giftig. Dieses Ergebnis entspricht den Angaben TREBROUXs (1904), der allgemein feststellt, daß Nitrit sich nur im alkalischen Milieu gut auswirken kann.

Wenn man von Stickstoff und Phosphat als Minimumstoffe im Meer gesprochen hat, so hat man dabei in erster Linie an das Phytoplankton gedacht. Nachdem aber für eine Anzahl von Benthos-algen zahlenmäßige Unterlagen für die Stickstoff- und Phosphat-ansprüche für optimales Wachstum vorliegen, ist es von Interesse, diese Werte mit dem Angebot dieser Elemente im Seewasser zu vergleichen. Man steht dabei allerdings vor der Schwierigkeit, daß die weitaus größte Zahl der Stickstoff- und Phosphat-angaben des Seewassers meist für Ozeanwasser oder Wasser küsten-ferner Gebiete zutreffen. Entsprechende Analysen von Wassern unmittelbar aus der Algenbewuchszone sind uns nicht bekannt geworden, mit Ausnahme der Angabe BLACKs (1949), der Wasserproben untersuchte, die oberhalb der Laminariawiesen in den schottischen

Gewässern geschöpft wurden. In Tab. 5 sind die Maximalwerte für P (PO_4) und N (NO_3) die BLACK fand, angeführt, und um auch andere Stickstoffverbindungen ~~xx~~ vergleichen zu können, aus der Arbeit von WATTENBERG (1936/37) Werte über Nitrit und Ammonium-gehalt angeführt, die aus der Kieler Bucht stammen und somit am ehesten den Angaben BLACKs vergleichbar sind..

Tabelle 5

	P g/l	N g/l		
	(PO_4)	(NO_3)	(NO_2)	(NH_3)
nach BLACK	$2,3 \cdot 10^{-5}$	$9,7 \cdot 10^{-5}$	—	—
nach WATTENBERG	$4 \cdot 10^{-5}$	—	$5,3 \cdot 10^{-6}$	$1,6 \cdot 10^{-5}$
optimale Konz. bei Bangia	$1,7 \cdot 10^{-3}$	$1,6 \cdot 10^{-2}$	$2 \cdot 10^{-5}$	$2,6 \cdot 10^{-4}$
bei Ulva lactuca (nach A. KYLIN)	—	$8,2 \cdot 10^{-4}$	$4,4 \cdot 10^{-4}$	$7,9 \cdot 10^{-4}$
bei Ulva lactuca (nach ANDERSSON)	$1,7 \cdot 10^{-3}$	$8,2 \cdot 10^{-3}$	$4,4 \cdot 10^{-4}$	$1,3 \cdot 10^{-4}$

Man sieht erstens, daß unter natürlichen Verhältnissen kaum jemals die in den Kulturen als optimal bestimmten Mengen von Stickstoff und Phosphor vorliegen. Zweitens geht aber daraus hervor, daß dem Nitrat, das nach den Kultursergebnissen als beste Stickstoffquelle für *Bangia* charakterisiert wurde, wahrscheinlich eine geringere ökologische Bedeutung zukommt als den anderen Stickstoffverbindungen, da bei diesem die Diskrepanz zwischen Nährstoffangebot und optimaler Konzentration am stärksten hervortritt und wir ausserdem experimentell zeigen konnten, daß bei gleichzeitigem Angebot von Nitrat und Ammonium stets NH_4 den Ausschlag für das Wachstum gibt. Hinsichtlich des Phosphats kann man vielleicht daran denken, daß auch die Benthosalgen ebenso, wie ^{dies} CHU (1944) für die Planktonalge *Nitzschia closterium* in bakterienfreien Kulturen nachweisen konnte, auch den in reichlichen Mengen im Meer vorhandenen organisch gebundenen Phosphor (vergl. HARVEY, 1947; REDFIELD, SMITH und KETSCHUM, 1937), der bei den Phosphatanalysen nicht erfasst wird, mit ausnützen können. Unterlagen dafür liegen aber für Benthosalgen nicht vor. Man kann daher mit Sicherheit annehmen, daß auch für diese Stickstoff- und Phosphorverbindungen im Meerwasser als Minimumstoffe ~~essentielle~~ ^{vorliegen} spielen.

Eine ähnliche Rolle dürften auch Eisen und Mangan im Seewasser spielen, die ohne Zweifel zu den unbedingt notwendigen Nährstoffen gehören. Auf die Schwierigkeiten, genaue Angaben über die optimalen Eisenkonzentrationen in den Kulturlösungen zu machen, wurde schon bei der Besprechung der Eisenversuche hingewiesen. Für Mangan konnten wir die optimale Konzentration mit etwa $2,8 \cdot 10^{-4}$ g Mn/l ermitteln. Für *Ulva lactuca* finden A. KYLIN (1943) und für *Enteromorpha linza* LEVING (1945a) optimale Konzentrationen gleicher Grössenordnung. Vergleicht man damit den normalen Gehalt des Seewassers an Mangan, der mit $5 \cdot 10^{-6}$ g Mn/l ^{von} TALLE (1945) angegeben wird, so geht daraus deutlich hervor, daß auch für Mangan das Nährstoffangebot unter dem Optimum bleibt. Hinsichtlich seiner physiologischen Bedeutung konnten wir in unseren Versuchen an *Bangia pumila*, *Ulothrix implexa* und *Enteromorpha intestinalis* zeigen, daß im Gegensatz zu den Befunden A. KYLINS (1945) an *Ulva lactuca* ein Eingreifen des Mangans in den Prozess der Nitratreduktion, wie er von BURSTRÖM (1939a und b) und anderen Autoren diskutiert wird, nicht nachweisbar war.

Da Bor nicht in nennenswerten Mengen im Süßwasser vorkommt, ist es erklärlich, daß dieses Element bei stoffwechselphysiologischen Untersuchungen an Süßwasseralgen wenig Beachtung gefunden hat. STEGLANN (1940) und MEYER (1936) zeigen an einigen *Chlorella*-arten, daß deren Wachstum unabhängig von Borzusatz erfolgt. Daß Bor dagegen für Meeresalgen als Nährstoff notwendig ist und im Meerwasser nicht nur eine Rolle als Puffer spielt, zeigen die Arbeiten A. KYLINS (1943) und LEVRING (1945a) an *Ulva lactuca* und *Enteromorpha linza*, sowie unsere Untersuchungen an *Bangia pumila* und *Porphyra leucosticta*. Hierbei dürfte es sich, wie wir wahrscheinlich für *Bangia* machen konnten, um einen echten Nährstoff handeln, der in den Zellen festgelegt wird. Im Gegensatz zu Eisen und Mangan ist der Borgehalt des natürlichen Seewassers ausreichend, um für *Bangia pumila* optimales Wachstum zu ermöglichen. Die von A. KYLIN (1943) untersuchte *Ulva lactuca* ist etwas anspruchsvoller, doch dürfte auch für diese Algen der Borgehalt des natürlichen Seewassers genügen, wie aus den Versuchen LEVRING (1945a) hervorgeht. SUNESON (1945) konnte an *Ulva* auch eine Beeinflussung der Assimilation durch Bor nachweisen, doch gelingt das nicht bei *Fucus*. SUNESON vermutet, daß hier der kräftigere Thallus ein rasches Eindringen des Bors unmöglich macht und deshalb nicht die Borwirkung hervortreten lässt. . .

Nach LEVRING (1945a) erweisen sich für die Grünalgen *Ulva lactuca* und *Enteromorpha linza* unter den Spurenelementen des Seewassers noch Zink und Kupfer als unbedingt notwendig. Für *Bangia* konnten wir gleichfalls für Kupfer eine wesentliche, für Zink dagegen nur eine geringe Förderung des Wachstums nachweisen, wobei sich in beiden Fällen der im natürlichen Seewasser im Durchschnitt ermittelte Gehalt auch als optimal erwies. Ob sie allerdings als Nährstoffe oder nur als Stimulatoren wirken, ist schwer zu entscheiden. Wenn Zink und Kupfer auf Grund ihrer Beteiligung an bestimmten Fermenten allgemein als Baustoffe angesehen werden, so mag das für Kupfer auch für *Bangia* zutreffen, während die nur sehr minimale Förderung durch Zink auf keinen sehr starken Einfluss dieses Elementes hinweist.

Schliesslich muss unter den Spurenelementen auf das Jod hingewiesen werden. Obwohl eine ganze Anzahl Algen, besonders braune und rote Formen, oft erhebliche Mengen Jod speichern (H. KYLIN

1929), ~~ist~~ bisher seine Bedeutung für die Algen nicht klar nachweisbar. Zwar vermuten SCRUTI und PERCIABOSCO (1906), daß Jod auf die Entwicklung der Sexualorgane bei *Cystosira* und *Sargassum* einen Einfluss ausübt, da zur Zeit des Maximums des Jodgehaltes im Januar und Mai die Konzeptakeln heranwachsen, doch sieht HARRIES (1932) Jod nicht als notwendig für die Bildung der Gameten von *Laminaria* an. Auch LEVING (1945a) konnte an *Ulva* und *Enteromorpha* kaum einen Einfluss des Jods auf die Keimentwicklung nachweisen. Für *Enteromorpha intestinalis* konnten wir Gleiches bestätigen. Dagegen erzielten wir bei *Bangia pumila* eine wesentliche Förderung des Wachstums durch Jodzusatz. Auch die Braunalge *Phyllitis fascia* wies eine gesündere und bessere Entwicklung auf, wenn in der Kulturlösung Jod zur Verfügung stand. Gleiches fand auch HARRIES (1932) für *Laminaria*. Ob es sich hierbei nur um eine Stimulation des Wachstums oder um einen Einfluss eines unbedingt notwendigen Wachstumsfaktors handelt, ist bisher noch nicht zu entscheiden. Es ist aber auffallend, daß nur Vertreter der jodspeichernden Meeresalgen eine solche Abhängigkeit von dem Jodgehalt ihres Nährmediums zeigen, während die kaum jodhaltigen Grünalgen praktisch nicht auf Jod ansprechen. Wenn wir dabei feststellten, daß die optimale Jodkonzentration für *Bangia* und *Phyllitis* unter dem ^{natürlichen} Jodgehalt des Meerwassers liegt, so bedarf das noch eines näheren Hinweises. Da es nicht bestimmt ist, ob das in den Analysen ermittelte Jod in rein anorganischer Form vorliegt, oder ob es nicht zum Teil organisch gebunden auftritt, besteht durchaus die Möglichkeit, daß nur anorganisch gebundenes Jod die allein wirksame Form ist. Dazu kommt noch, daß nach SCHULZ (1930) der Jodgehalt mit abnehmendem Salzgehalt parallel sinkt, so daß für unsere Ostseealgen das Jodangebot geringer sein muss als im allgemeinen für Ozeanwasser angegeben wird.

Bei der Betrachtung der Bedeutung organischer Stoffe für die marinen Benthosalgen muss von vorherein für alle bisher vorliegenden Untersuchungen die Einschränkung gemacht werden, daß stets mit bakterienhaltigen Kulturen gearbeitet wurde. Gleichwohl glauben wir, daß die erzielten Ergebnisse von Wert sind und die Bedeutung der organischen Stoffe richtig wiedergeben, da an einer Anzahl bakterienfreier Diatomeen- und Chlorophyceenkulturen ganz analoge Ergebnisse gefunden wurden.

Vielfach haben Algenkulturen in künstlichen rein anorganischen Lösungen ^{den} nur zu Erfolg geführt, wenn organische Stoffe, sei es in Form definierter Wachstumsstoffe oder als Algen- oder Erdextrakten, zugesetzt wurden. Auch eine Zugabe von natürlichem Seewasser war in dieser Hinsicht brauchbar. Die Untersuchungen PEACH and DRUMONDS (1924) an *Nitzschia closterium* f. *minutissima* sowie die von LEVRING (1945a) an *Ulva lactuca* und *Enteromorpha linza* und unsere an *Bangia pumila* durchgeführten Versuche haben gezeigt, daß es zumindest bei einigen Arten gelingt, auch ohne solche Zusätze ein Wachstum zu erzielen. Es konnte aber sicher festgestellt werden, daß oft eine wesentliche Förderung des Wachstums erreicht wird, wenn bestimmte organische Stoffe der Kulturlösung zugesetzt wurden, wobei sich Erdabkochung als am günstigsten erwies. Vorteilhaft erwiesen sich in den Untersuchungen auch Algenextrakte, sowie die von Laminarien abgegebene Schleime oder vermutlich auch Exkrete von Tieren, Tatsachen, die die wachstumsfördernde Wirkung von Wassern aus der Bewuchszone (vergl. DE VALERA, 1940) verständlich machen. Welche chemische Konstitution dabei im einzelnen den dafür verantwortlichen Stoffen zukommt, ist bisher noch ungeklärt. HARVEY (1938) kann zwar wahrscheinlich machen, daß das Cystin oder andere Verbindungen mit zweiwertig organisch gebundenem Schwefel als aktive Komponente in fruchtbarem Seewasser oder Algenextrakten auftreten, doch spielen auch sicher andere, bisher noch nicht erkannte Stoffe eine Rolle. In diesem Zusammenhang gewinnt die Feststellung Bedeutung, daß die von uns untersuchten Braunalgen und *Bangia* durch Cystinzusatz erheblich gefördert werden, während nach LEVRING (1945a) Grünalgen in erster Linie durch Methionin eine Stimulation ihres Wachstums erfahren. Für die Anwesenheit schwefelhaltiger Stoffe in den natürlichen wachstumsfördernden Substanzen des Meeres spricht auch die Bemerkung ASCHANS (1932), daß im Wasserhumus organisch gebundener Schwefel in geringen Mengen nachgewiesen werden kann. ⁺⁾

⁺⁾ Unter Wasserhumus versteht dabei der Autor organische Verbindungen noch unbekannter Konstitution, die bei dem Pflanzenabbau auf dem Lande, z.B. in den Sümpfen, gebildet und dann in grossen Mengen mit den Flüssen dem Meer zugetragen werden, für dessen Gelbfärbung sie mit verantwortlich sind. Es handelt sich also um die als Gelbstoffe bekannten Substanzen.

Daß diese Aminosäuren physiologisch so bedeutsam sind, ist nach den Untersuchungen von MOTHES (1934, 1939) an höheren Pflanzen verständlich. Der Autor ist der Ansicht, daß eine Verschiebung ^{des Gleichgewichtes} zwischen Sulfhydryl- und Disulfidkörper zugunsten der letzteren Stoffe stärkere Proteinsynthese zur Folge hat und daß reduzierte Schwefelverbindungen die aktive Form des Schwefels darstellen, während in alternden und reifenden Organen die Umwandlung in den inaktiven Sulfatschwefel einsetzt. MOTHES (1934) vermutet ausserdem, daß ein Übermass an Cystin durch Esterbildung entgiftet werden könnte, weist aber später darauf hin (1939), daß dieser Weg bei höheren Pflanzen und Aspergillus kaum beschritten wird, da Schwefelsäureester bei diesen Pflanzen höchst selten gefunden werden. Für Algen dagegen könnte eine Reaktion dieser Art durchaus in Frage kommen.

Da es sich bei den hier untersuchten Algen um autotrophe Formen handelt, ist es überraschend, daß sie durch Glukose und Mannit, aber auch bestimmte Wirkstoffe wie Aneurin, Ascorbinsäure und Heteroauxin, Stoffe, die selbst in den Algen nachgewiesen werden können, in ihrem Wachstum beschleunigt werden. Da LUNDE und LIE (1938) jahreszeitliche Schwankungen im Ascorbinsäuregehalt der Algen zeigen, scheint die Ascorbinsäurebildung von bestimmten Aussenfaktoren abhängig zu sein, die möglicherweise in den Kulturen für die Algen nicht in befriedigender Masse erfüllt sind, so daß unter diesem Gesichtspunkt die Abhängigkeit der Pflanzen von einem künstlichen Zusatz von Vitamin C verständlich wird. Doch besteht auch die Möglichkeit, daß ein Zusatz von Wirkstoffen zur Aussenlösung die normalerweise im Stoffwechsel bereitgestellten Wirkstoffmengen erhöht und dadurch die von ^{den} Wirkstoffen beeinflussten Prozesse fördert. Bei den anderen der untersuchten organischen Stoffe liegen möglicherweise die gleichen Gründe vor.

Hinsichtlich der Wirkung des Heteroauxins, die sich deutlich in einer Förderung des Gesamtwachstums der Algen zeigt, können wir einen Einfluss auf die Zellstreckung nicht nachweisen.

Zusammenfassung

- 1) Es wurde die Ernährung von *Bangia pumila* und einigen anderen marinen Grün- und Braunalgen mit anorganischen Salzen und der Einfluß organischer Stoffe auf das Wachstum der Algen untersucht.
- 2) Als Kulturlösung diente ein sehr nährstoffarmes Ostseewasser von 14 ‰ Salzgehalt sowie ein künstliches Seewasser von 15 ‰, bestehend aus NaCl , CaCl_2 , KCl , MgCl_2 , MgSO_4 , und NaHCO_3 , dem die jeweils untersuchten Stoffe einzeln oder kombiniert zugesetzt wurden.
- 3) *Phyllitis*, eine Alge des Litorals, wächst innerhalb eines engen Konzentrationsbereiches (15-25 ‰), *Bangia*, als Vertreter der Spritzzone, gedeiht innerhalb eines Konzentrationsbereiches von 8-35 ‰. Die beiden *Bangia*-formen, *Bangia pumila* und *Bangia fuscopurpurea*, zeigen entsprechend dem Salzgehalt ihres natürlichen Standortes eine verschiedene Lage des Wachstumsoptimums.
- 4) Nitrat und Phosphat geben in den von SCHREIBER (1927) empfohlenen Konzentrationen auch für Benthosalgen optimales Wachstum. Als Stickstoffquellen sind Nitrat und Harnstoff bei hoher, Nitrit und Ammonium bei niedriger Konzentration brauchbar. Ammonium schädigt in hohen Konzentrationen die Keimlinge, wobei neben Veränderung der Plasmastruktur Assimilationshemmung und Atmungssteigerung auftreten, die die Ablagerung von Speicherstärke bei *Ulothrix* verhindern.
- 5) Bor, Mangan und Eisen sind für das Wachstum der Algen notwendig. Bor wird wahrscheinlich in den Algen in irgend eine Form festgelegt und muss daher ständig neu zugeführt werden.
- 6) Eine Beteiligung des Mangans am Prozeß der Nitratreduktion kann nicht nachgewiesen werden.
- 7) Die Spurenelemente Cu, Zn, Li, J, F, Al und Mo fördern in bestimmten Konzentrationen das Wachstum. Bei Cu, Zn, Li und F ist der normale Gehalt des Seewassers an diesen Elementen optimal wirksam, während Mo in etwas höheren Kon-

zentrationen am stärksten stimuliert. Al und J dagegen beschleunigen die Entwicklung nur dann, wenn sie in geringeren Konzentrationen als der natürlichen geboten werden.

- 8) Aluminium ist das einzige Element, das in der natürlichen Konzentration giftig auf Bangia wirkt.
 - 9) Jod fördert das Wachstum nur bei Bangia und Braunalgen, nicht bei Grünalgen.
 - 10) Algendekokte, Laminariaschleim und vermutlich auch Exkrete von Tieren beschleunigen das Wachstum von Bangia und anderen Algen.
 - 11) Glukose, Mannit, Ascorbinsäure, Heteroauxin und Alanin sowie besonders Cystin stimulieren das Algenwachstum. Aneurin hat geringere Bedeutung. Heteroauxin beeinflusst hierbei nicht die Zellstreckung, sondern nur die Zellteilung.
 - 12) Es kann ein künstliches Seewasser gleicher Wirksamkeit wie natürliches Seewasser hergestellt werden.
-

Für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für das ständige Interesse und die hilfsbereite Unterstützung bei ihrer Durchführung danke ich Herrn Prof. C. Hoffmann. Herrn Prof. Wüst möchte ich für das freundliche Entgegenkommen, das mir die Materialbeschaffung mit dem Forschungskutter "Sudfall" ermöglichte, sowie für die Überlassung eines Arbeitsplatzes meinen Dank aussprechen.

L i t e r a t u r v e r z e i c h n i s

- ALBERTS-DIERTERT, F. 1941: Die Wirkung von Eisen und Mangan auf die Stickstoffassimilation von *Chlorella*. *Planta* 32, 88.
- ALEFF, B. 1935: Untersuchungen über die Autokatalyse der Algen. *Biochem. Zeitschr.* 276, 55.
- ALGEUS, S. 1946: Untersuchungen über die Ernährungsphysiologie der Chlorophyceen. *Bot. Not.* 1946, 1
- 1948 a: Glycocoll as a Source of Nitrogen for *Scenedesmus obliquus*. *Physiologia Plantarum* 1, 65.
- 1948 b: The Utilization of Glycocoll by *Chlorella vulgaris*. *Ebd.* 1, 236
- 1948 c: The Deamination of Glycocoll by Green Algae. *Ebd.* 1, 382
- 1949 a: Deamination of Glycocoll by *Scenedesmus obliquus* in Intermittent Light. *Ebd.* 2, 145
- 1949 b: Alanin as a Source of Nitrogen for Green Algae. *Ebd.* 3, 225
- 1950 a: The Utilization of Aspartic Acid, Succinamide and Asparagine by *Scenedesmus obliquus*. *Ebd.* 3, 225
- 1950 b: Further Studies on the Utilization of Aspartic Acid, Succinamide and Asparagine by Green Algae. *Ebd.* 3, 370
- ALLEN, E. J. 1914: On The Culture of the Plancton Diatom *Thalassiosira gravida* Cleve in Artificial Sea Water. *Journ. Mar. Biol. Assoc.* 10, 417
- ANDERSSON, M. 1942: Einige ernährungsphysiologischen Untersuchungen an *Ulva* und *Enteromorpha*. *Fysiogr. Sällsk. Förh. Lund*, 12. 42.
- 1943: Zur Kenntnis der Stickstoffquellen von *Ulva* und *Enteromorpha*. *Ebd.* 13, 176
- ARTARI, A. 1906: Der Einfluss der Konzentration der Nährlösung auf die Entwicklung einiger grüner Algen II. *Jb. wiss. Bot.* 43, 177.
- ASCHAN, O. 1932: Über Wasserhumus und seine Beteiligung an den nordischen Gewässern *Nachr. v. d. Ges. d. Wiss. Göttingen, math. phys. Kl.* 1932, 5, 505.

- BAUMEISTER, W. 1943: Einfluss des Bors auf die Photosynthese und Atmung mariner Pflanzen. Jb. wiss. Bot. 91
(zit. nach SUNESON, 1945)
- BENECKE, W. 1898: Über Culturbedingungen einiger Algen Bot. Ztg. 1, 83
- ELACK, W.A.P. und DEWAR, E.T. 1949: Correlation of some of the physical and chemical properties of the sea with the chemical constitution of the algae. Journ. Mar. Biol. Assoc. 28, 673
- BRANDT, K. 1904: Über die Bedeutung der Stickstoffverbindungen für die Produktion im Meer. Beih. z. bot. Zentr. bl. 16, 383
- BRANNON, M.A. und BARTSCH, F.A. 1939: The influence of growth substances on growth and cell division in green algae. Am. Journ. Bot. 26, 271
- BROOKS, M.M. 1923: Studies on the permeability of living and dead cells III. Publ. Health Rep. (USA) 38, 1, 2074
(zit nach MEVJUS, W. 1928: Planta 6, 379)
- BUKATSCH, F. 1938: Die Wirkung von Radon und Mineralstoffen auf die Photosynthese der Submersen. Planta 28
— 1942: Über den Einfluss verschiedener mineralischer Ernährung auf den Blattpigmentgehalt und Photosynthese junger Gerstenkeimlinge. Jb. wiss. Bot. 90, 293
- BÜNNING, E. 1948: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Berlin, 1948
- BURSTRÖM, H. 1939 a: Die Rolle des Mangans bei der Nitratreduktion. Planta, 30, 129
— 1939 b: Über die Schwermetallkatalyse der Nitrat^{ass.}re^{duktion}_{milation}. Ebd. 29, 292
- COOPER, L.H.N. 1937: The nitrogen cycle in the sea. Journ. Mar. Biol. Assoc. 22, 183
- CHU, S.P. 1944: The utilization of organic phosphorus by phytoplankton. Ebd. 26, 285
- DALLMANN, H. 1930: Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Helgoländer Meeresalgen. Wiss. Meeresunters. Helgoland, N.F. 18, Nr. 4
- DE VALERA, M. 1940: Note on the difference in growth of Enteromorpha species in various culture media. Fysiogr. Sällsk. Förh. Lund 10, 52

- FRIEDRICHSEN, I. 1944: Über die Funktion des Mangans im Stoffwechsel der höheren Pflanzen. *Planta* 34
- GOLDSCHMIDT, V.M. und PETERS, C.I. 1932: Zur Geochemie des Bors II. *Nachr. v. d. Ges. d. Wiss. Gött. math. phys. Kl.* 1932, 5, 528
- GRIPENBERG, St. 1937: The calcium content of baltic water. *Jour. d. Conseil.* 12, 297
- GROSS, F. 1937: Note on the culture of some marine plancton organisms. *Journ. Mar. Biol. Assoc.* 21, 756
- HARRIES, R. 1932: An investigation by cultural methods of some of the factors influencing the development of the gametophytes and early stages of the sporophytes of *Laminaria saccharina*, *Laminaria digitata* and *Laminaria Cloustoni*. *Ann. of Bot.* 46, 893
- HARVEY, W. 1933: On the rate of diatom growth. *Journ. Mar. Biol. Assoc.* 19, 253
- 1937 a: Supply of iron to diatom. *Ebd.* 22, 205 (221.
- 1937 b: Note on colloidal ferric hydroxyde in sea. *Ebd.* 22,
- 1938 k: Substances controlling growth of diatom. *Ebd.* 23, 499
- 1940: Nitrogen and phosphorus required for the growth of (diatom) phytoplankton. *Ebd.* 26, 562
- 1944, Manganese and the growth of phytoplankton. *Ebd.* 26, 562
- 1947: The estimation of phosphat and of total phosphorus in sea water. *Ebd.* 27, 337
- HOAGLAND, D.R. and DAVIS, A.R. 1932: The composition of the cell sap of the plants in the relation of the Absorption of ions. *J. Gen. Physiol.* 5, 629
(zit nach MEVIUS, W. 1928: *Planta* 6)
- HOFMANN, C. 1943: Der Salzgehalt des Seewassers als Lebensfaktor mariner Pflanzen. *Kieler Blätter* 3, 160
- IGELSRUD, I., THOMPSON, T.G. und ZWICKER, B.M.G. 1938: The boron content of sea water and of marine organisms. *Am Journ. Sci.* 35, 47
- JONES, L.M. SHEPARDSON, W.B. und PETERS, C.A. 1949: The function of manganese in the assimilation of nitrates. *Plant physiol.* 24, 300. (Ref. *Ber. wiss. Biol.* A 1950, 67, 192)
- KALLE, K. 1945: Der Stoffhaushalt des Meeres. Berlin, 1945

- KÄNDLER, R. 1930: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserstoffionenkonzentration, freie Kohlensäure, und Alkalinität im Seewasser. Int. Rev.d.ges.Hydrobiol. und Hydrogr. 24, 177
- KLEBS, G. 1896: Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena, 1896.
- KNIEP, H. 1907: Beiträge zur Keimungsphysiologie und -Biologie von Fukus. Jb. wiss. Bot, 44,635.
- ROCH, W. 1949: Entwicklungsgeschichtliche und-physiologische Untersuchungen an Laboratoriumskulturen der Rotalge *Trailliella intricata* Batters. Arch. f. Mikrobiol. 14, 635.
- KREY, J. 1942: Nährstoff und Chlorophylluntersuchungen in der Kieler Förde, 1939. Kieler Meeresf. 4.1
- KYLIN, A. 1943: The influence of trace elements on the growth of *Ulva lactuca*. Physiogr. Sällsk. Förh. Lund 13, 185
- 1945: The nitrogen sources and the influence of manganese on the nitrogen assimilation of *Ulva lactuca*. Ebd. 15, 27
- 1946: The influence of some cations on *Ulva lactuca* and a note on its nitrogen source. Ebd, 16, 30
- KYLIN, H. 1929: Über das Vorkommen von Jodiden und Bromiden und Jodoxydasen bei den Meeresalgen. Ztschr. physiol. Chem. 186,50
- 1933: Über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Lunds Univ.Arsskr. N.F.Avd.2,Bd. 29
- 1941: Biologische Analyse des Seewassers. Fysiogr. Sällsk. Förh. Lund, 11, 271
- 1942: Über den Einfluß von Glukose, Ascorbinsäure und Heteroauxin auf die Keimlinge von *Ulva* und *Enteromorpha*. Ebd. 12, 135
- 1943: Über die Ernährung von *Ulva lactuca*. Ebd. 13, 202
- 1945: Weitere Angaben über die Ernährung von *Ulva lactuca*. Ebd. 15, 22
- 1946: Über den Zuwachs der Keimlinge von *Ulva lactuca* in verschiedenen Nährflüssigkeiten. Ebd. 16, 225
- LEHMANN, F.E. 1945: Einführung in die physiologische Embryologie. Basel, 1945

- LEVRING, T. 1945 a: Some culture experiments with *Ulva* in artificial water. Fysiogr. Sällsk. Färh. Lund, 16, 45
- 1945 b: Some culture experiments with marine plancton diatoms. Göteborgs Vet. och vittsam Handl. 3, 12
- LUDWIG, C.A. 1938: The availability of different form of nitrogen to a green alga. Am Journ Bot. 25, 448
- LUNDE, G. und LIE, J. 1938: Vitamin C in Meeresalgen. Zeitschr. physiol. Chem. 254, 227
- LUNDEGÅRDH, H. 1932: Die Nährstoffaufnahme der Pflanze. Jena, 1932, S. 290
- 1939: Mangan als Katalysator der Pflanzenatmung. Planta 29, 419
- MACKE, W. 1939: Untersuchungen über die Wirkung des Börs auf *Helodea canadensis*. Z. Bot. 34, 241
- MAIER, W. 1938: Die Notwendigkeit des Börs in der Pflanze. Ber. d. d. bot. Ges. 56, (84)
- MATUDAIRA, T. 1939: The physiological property of sea water considered from the effect upon the growth of diatom with special reference on its vertical and seasonal change. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish 8, 187 (zit, nach ZO BELL, 1946, S. 44)
- MEYER, H. 1936: Stickstoff- freie aliphatische Verbindungen als organische Nährstoffe bei Algen. Biochem Zeitschr. 283, 364
- MOTHEB, K. 1934: Über S- Stoffwechsel der Pflanze I (Vorläufige Mitteilung) Planta 22, 800
- 1939: Über S- Stoffwechsel der Pflanze II. Planta 29, 67
- Nakano, H. 1917: Untersuchungen über die Entwicklungs- und Ernährungspysiologie einiger Chlorophyceen. J. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo 40, 2, 1, (zit.nach ALGEUS, 1946)
- NOACK, K. und Pirson, A. 1939: Die Wirkung von Eisen und Mangan auf die Stickstoffassimilation von *Chlorella*. Ber. d.d.bot. Ges. 57, 442
- OLTMANN, Fr. 1923: Morphologie und Biologie der Algen. Jena, 1923, Bd. III
- ÖsterlIND, S. 1947: Growth of a planctonic green alga at various carbonic acid and hydrogenion concentrations. Nature 159, 199 (zit nach ROME, 1948)

- ÖSTERLIND, S. 1949: Growth conditions of the alga *Scenedesmus quadricauda* with special reference to the inorganic carbon source. Sym. Bot. Upsalienses X, 3
- PEACH, E.A. und DRUMMOND, J.G. 1924: On the culture of the marine diatom *Nitzschia closterium* f. *minutissima* in artificial sea water. Biochem. Journ. 18, 464
- PEARSALL, W.H und LOOSE, L. 1937: The growth of *Chlorella vulgaris* in pure culture Proc. Roy. Soc. B. 121, 451 (zit. nach HARVEY, 1940)
- PETERS, B. 1948, The influence of some inorganic ions on the growth of *Euteromorpha intestinalis*. Medd. fr. Göteb. Bot, Trädg. 18
- PIRSON, A. 1937: Ernährungs- und stoffwechselphysiologische Untersuchungen an *Fontinalis* und *Chlorella*. Zt. f. Bot- 31, 193
- PIRSON, A. und WILHEIMI, G. 1950: Photosynthesen und Mineralernährung. Zt.f.Naturf. 5 b 211
- PRATT, R. 1938: Influence of auxins on the growth of *Chlorella vulgaris*. Am Journ. Bot. 25, 498
- PRATT, R. und FONG, J. 1940: Studies on *Chlorella vulgaris* III. Growth of *Chlorella* and changes in the hydrogen ion and ammonium concentrations in solutions containing ammonium nitrogen. Am Journ. Bot. 27, 735
- PRINGSHEIM, E. 1936: Das Rätsel der Erdbabkochung. Beih. Bot. Centr. bl. A. 55, 100
- E. und O. 1949: The growth requirements of *Porphyridium cruenta* with remarks on the ecology of brackish water algae. Journ, of Ecol. 37, 57.
- PRINGSHEIM, N. 1913: Zur Physiologie der Schizophyceen. Cohn Beitr. z. Biol. d. Pfl. 12. 41
- REDFIELD, A., SMITH, H. und KETSCHUM, B.H. 1937: The cyclus of phosphorus in the Gulf of Maine. Biol. Bull. 73, 421
- RICHTER, O. 1908: Über die Notwendigkeit des Natriums für eine farblose Meeresdiatomee. Wiesner Festschr. 1908, 167
- 1909: Zur Physiologie der Diatomeen III. Mitteilung über die Notwendigkeit des Natriums für braune Meeresdiatomeen. Sitzungsber. d.math. nat.Kl.d.k. u. d.d. Wiss. Wien, 118, 1337

- RODHE, W. 1948: Environmental requirements of fresh-water Algae
Symb. Bot. Upsalienses 10,1.
- SCHARRER, K. 1944: Biochemie der Spurenelemente. Berlin, 1944
- SCHREIBER, E. 1927: Die Reinkultur von marinem Phytoplankton.
Wiss. Meeresuntersuchungen. Abt. Helgoland N.F. 16.
- SCHULZ, B. 1930: Die Beziehung zwischen Jod und Salzgehalt
des Meerwassers. Ann.d.Hydrogr.und mar. Metereol.
Berlin, 58, 187
- SCRUTI, F. und PERCIABOSCO, F. 1906: Sulla funzione del iodo
nelle alghe marine. Gaz. chim. ital. 36, 619
(zit, nach OLTMANNS, 1923)
- STEENMANN-NIELSEN, E. 1937: The annual amount of organic matter
produced by phytoplankton in the Sound of Helsingør.
Medd.f.Komm.for Dansk Fisk og Havunders.S.Plankt.
B.III, Nr, 3, 1
- STEGMANN, G. 1940: Die Bedeutung der Spurenelemente für Chlorella
Ztschr. f. Bot. 35, 385
- STOSCH von, H.A. 1942: Form und Formwechsel der Diatomee Ach-
nantes longipes in Abhängigkeit von der Ernährung.
Mit besonderer Berücksichtigung der Spurenelemente.
Ber. d. d. bot. Ges. 60,2.
- SUNESON, S. 1942: Über die wachstumsfördernde Wirkung von Algen-
extrakten auf Ulva und Enteromorpha. Fysiogr. Sällsk.
Förh, Lund 12, 183.
- 1943: Weitere Untersuchungen über die wachstumsfördernde
Wirkung von Algenextrakten auf Ulva lactuca.Ebd.13,
- 1945: Einige Versuche über den Einfluß des Bors auf
die Entwicklung und Photosynthese der Meerealgen-
Ebd, 15, 185
- SVERDRUP, H.U., JOHNSON, M.W. und FLEMING, R.H. 1946: The Oceans,
their physics, chemistry and general biologie. New York
1946
- TANG, Y.W. und Yao, Y 1942: The induction of arvena curvature by
manganese. Sci.Rec.1,223 (zit nach TOUNG-LIE, LOO und
TSUNG CHEN HWANG. Am Journ Bot. 1944).
- THOMPSON, Th, G. und HAENDLER, H.M. 1939: The determination and
occurance of aluminium in sea water. Journ.of Mar.
Res. 2,12

- TREBROUX, O. 1904: Zur Stickstoffernährung der grünen Pflanze.
Ber. d. d. bot. Ges. 22, 570
- URHAN, O. 1932: Beiträge zur Kenntnis der Stickstoffassimilation
von Chlorella und Scenedesmus. Jb. wiss. Bot. 75, 1
(zit, nach ALGEUS, 1946)
- WATTENBERG, H. und MEYER, H. 1936/37: Der jahreszeitliche Gang
des Gehaltes des Seewassers an Planktonnährstoffen
in der Kieler Bucht im Jahre 1935. Kieler Meeresf. 1, 264
- WATTENBERG, H. 1942: Das Vorkommen des Eisens im Meer. Arch.
f. Lagerstättenforschung 75, 36
- WEBER, U. und GERHARD, H. 1938: Die Fucusarten der deutschen Kü-
sten und ihr Jodgehalt. Deutsche Apothekerzeitschr.
Nr. 91 und 92
- WITTIG, H. 1940: Über die Verteilung des Calciums und der Alka-
linität in der Ostsee. Kieler Meeresf. 3, 460
- ZARINS, E. und OZOLINS, J. 1935: Untersuchungen über die
Zusammensetzung des Meerwassers im Rigaschen Meerbusen
und an der lettländischen Küste des baltischen Meeres.
Journ. d. Cons. 10, 275
- ZO BELL, C.E. 1946: MARINE MICROBIOLOGIE. Waltham Mass. USA
FORTSCHRITTE der BOTANIK, Band I-XII

Lebenslauf

Am 29. September 1927 wurde ich, Rosemarie Henkel, als Tochter des Patentanwaltes Dr. Gerhard Henkel und seiner Ehefrau Ruth, geb. Johannesson in Berlin-Lichterfelde geboren. Ich bin deutscher Staatsangehörigkeit. Ab Ostern 1937 besuchte ich die Oberschulen in Dresden, Berlin-Charlottenburg und Meseritz, die ich im Herbst 1944 mit dem Reifevermerk verließ, da ich zum Arbeitsdienst eingezogen wurde. Ich erwarb in ein Vorsemester (W.S. 1945/46) der Christian Albrechts-Universität Kiel das Reifezeugnis und studierte ab Sommersemester 1946 Naturwissenschaften in Kiel.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten:

BODE, DIELS, FRIEDRICH, GREWE, HERRE, C. HOFFMANN, KLEINKELLER, KLEMM, KREY, LEONHARDT, LOCHTE-HOLTGREVEN, MARTIN, MEEWES, PRECHT, RAABE, REMANE, RUGE, G. TISCHLER, W. TISCHLER, WULFF.